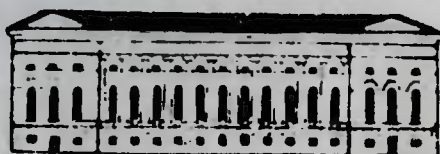


VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ЭКОЛОГИЯ И ФАУНА
ПТИЦ ПАЛЕАРКТИКИ



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА. ТОМ ~~250~~
Выпускаются с 1932 года

ЭКОЛОГИЯ И ФАУНА ПТИЦ ПАЛЕАРКТИКИ

Под редакцией
Р. Л. ПОТАПОВА

САНКТ ПЕТЕРБУРГ
1993

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE
VOL. 252

**ECOLOGY AND FAUNA
OF THE PALAEARCTIC BIRDS**

Edited by R. L. Potapov

Главный редактор
директор Зоологического института РАН
академик *О. А. СКАРЛАТО*

Редакционная коллегия

Я. И. Старобогатов (редактор серии), *Ю. С. Балашов, Л. Я. Боркин, И. С. Даревский, В. А. Заславский, И. М. Кержнер, М. Г. Петрушевская, В. А. Тряпицын, И. М. Фокин, В. В. Хлебович* (зам. редактора), *С. Я. Цалолихин*

Рецензенты

В. Р. Дольник, Г. А. Носков

На обложке лайский улар (рисунок *Ф. Ф. Карпова*)

УДК 598.842.3:591.5

С. Н. Баккал

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

ПОВЕДЕНИЕ ПАРЫ ЖЕЛТОГОЛОВЫХ КОРОЛЬКОВ (*REGULUS REGULUS*) НА ГНЕЗДЕ

Поведение одной гнездящейся пары желтоголовых королек было прослежено на территории Кандалакшского заповедника (Мурманская область) Ковдском полуострове (66° 34' с. ш., 33° 15' в. д.). Объем наблюдений составил: инкубационный период — 25 ч, птенцовый — 143 ч. Только самка насиживала кладку из 10 яиц. Средняя продолжительность однократного пребывания на гнезде в дневное время составила 24.0 ± 2.1 мин. Самка отсутствовала на гнезде в течение суток 208 мин (14.4%). Показано, что регуляция времени насиживания в течение дня происходила в основном за счет изменения продолжительности однократных периодов пребывания на гнезде и ритма кормления самки самцом.

Обогреванием 9 птенцов была занята только самка. Ее дневная активность в период выкармливания увеличилась в среднем на 2.5 ч по сравнению с периодом инкубации. Только частота кормления самки зависела от возраста птенцов. Абсолютный максимум для пары составил 213 прилетов с кормом в 14-суточном возрасте птенцов. Дисперсионный анализ выявил значимое влияние времени дня только на частоту кормлений самца. Судя по литературным данным, самец и самка принимают равное участие в выкармливании птенцов (Thaler, 1979; Haftorn, 1982), однако в представленном случае самка в течение гнездового периода кормила в 2 раза чаще самца. Предполагается, что такое различие в частоте кормления могло быть следствием благоприятной погоды и доступности корма. Через 19.4 суток все птенцы благополучно покинули гнездо.

Биология размножения желтоголового королька *Regulus regulus*, широко распространенного в Евразии и Северной Америке, посвящено относительно мало публикаций, но даже в имеющихся исследованиях, особенно относящихся к северо-западным регионам Палеарктики, сведения о родительском поведении редки. Вероятно, недостаток информации связан не только с низкой численностью вида у северных границ ареала и известной сложностью обнаружения гнезд этих маленьких юрких птиц («европейских колибри»)*, но, отчасти, с отсутствием надежных техниче-

* О том, что желтоголовый корольек — одна из самых мелких птиц Палеарктики, напоминает забавный случай, описанный Дином (Dean, 1984). Пойманный в ловушку, корольек вылетел и, спасаясь от преследования, попал снова в сеть из липких нитей паутины. Ему дали возможность освободиться, но сделать это самостоятельно он не смог: каждое его движение сопровождалось тем, что он еще больше запутывался; спустя 10 с его освободили. Его вес оказался 5.4 г

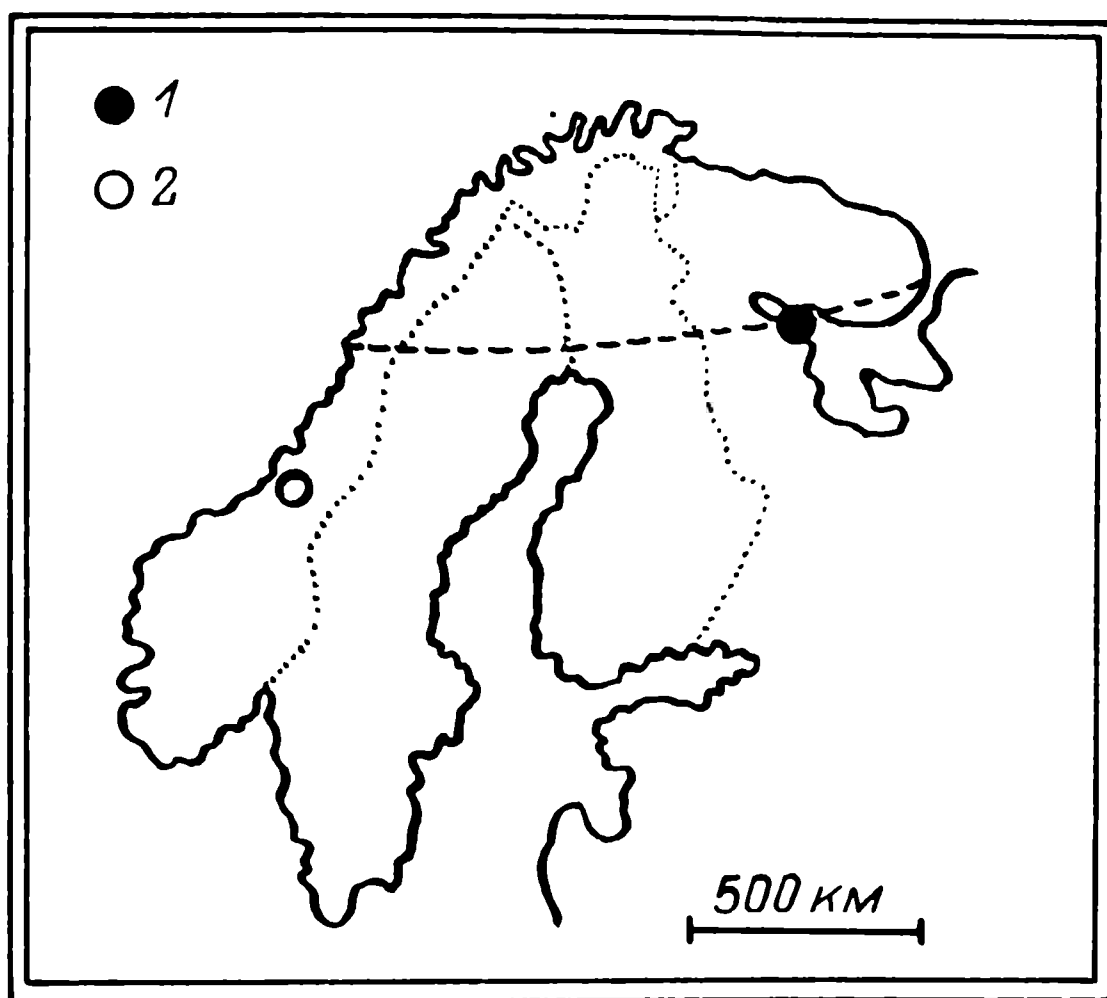


Рис. 1. Районы исследований поведения *R. regulus* в Субарктике:
1 — Великий (представленные ре аты), 2 — Центральная Норвегия (Haftorn, 1978
1982, 1986)

ских средств непрерывного контроля за их поведением. Особенности родительской заботы у желтоголового королька в Субарктике в течение гнездового периода изучались только в Центральной Норвегии (к югу от Тронхейма, $62^{\circ} 30'$ с. ш., рис. 1). Хафторн, используя полевую телевизионную систему, управляемую на расстоянии, наблюдал в разные годы за поведением (в основном трех) гнездящихся пар и описал взаимоотношения партнеров, начиная с откладки яиц и до окончания выкармливания вторых выводков в гнездах (Haftorn, 1978a, 1978b, 1978c, 1982). О преимуществах использования технических нововведений для слежения за гнездящимися птицами сообщалось неоднократно (Pulliainen, 1971, 1978, 1979; Haftorn, 1972; Roskaft, 1981; Хафторн, 1986; Dick, Sackl, 1988), однако для большинства орнитологов, занимающихся проблемами родительского поведения, до сих пор самыми распространенными методами остаются непрерывные или моментные визуальные наблюдения. Кроме исследований Хафторна, большой интерес представляет монография Талер (Thaler, 1979; Thaler-Kottek, 1988), изучавшей поведение двух европейских видов корольков — *Regulus regulus* и *R. ignicapillus* — в Северном Тироле (Австрия) в предгорном (600—1000 м над ур. м.) и субальпийском (2000—2100 м над ур. м.) поясах.

Новиков (1959), обсуждая проблемы экологии в орнитологических исследованиях, подчеркивал, что, наряду с необходимостью изучения целых популяций, следует обращать внимание на детальное исследование отдельных особей, пар, выводков в различных условиях обитания и в разных частях ареалов. Сравнительный

эколого-географический метод и количественная оценка явлений должны играть важную роль в подобных исследованиях. Такой уровень изучения экологии гнездования птиц впоследствии получил название «индивидуального» (Ковшарь, 1979). В 1989 г. на прилежащей к о. Великому территории Кандалакшского заповедника — Ковдском полуострове ($66^{\circ} 34'$ с. ш., $33^{\circ} 15'$ в. д., см. рис. 1) — нам представился удобный случай наблюдать за парой гнездящихся корольков в отдельные промежутки инкубационного и птенцового периодов. Эти наблюдения и положены в основу этой статьи.

Лучшие гнездовые биотопы желтоголового королька — это господствующие по высоте участки ельников независимо от того, находятся ли они среди сосновых или лиственных лесов. На северо-западе евроазиатской части ареала желтоголовый корольек проникает в заполярные районы Мурманской области и Норвегии. Граница его регулярного гнездования в Субарктике проходит вблизи широты Полярного круга (Коханов, 1990). На севере Карелии и юге Мурманской области корольки не зимуют, тогда как на юге Карелии (Зимин, Ивантер, 1974) и в Ленинградской области (Мальчевский, Пукинский, 1983) они живут круглогодично. Весной на о. Великом первые особи появляются в среднем 10 апреля, а в конце апреля — начале мая приступают к постройке гнезд, которая занимает более 20 дней (Коханов, 1990).

Гнездо, обнаруженное в конце мая 1989 г., было построено на могучей (около 18 м) ели на высоте 7.5—8.0 м. Оно располагалось внутри еловой лапы, в 0.7 м от ее концевой части и в 1.5 м от ствола, среди свисающих вниз тонких еловых веточек, отдельные побеги которых были вплетены в боковые стенки и основание гнезда. Пальмгрен (Palmgren, 1932) отмечал, что корольки особенно охотно гнездятся на тех елях, ветви которых имеют «гребенчатое» или «полугребенчатое» строение. Гнездо было построено на 70% из лишайников (*Bryoria* — 50—60%, *Hypogimnia* < 10%, *Cladonia* < 5%) и на 25—30% из мхов (*Pleurozium*, *Hylocomium*, *Dicranum*, *Ptilidium*, *Drepanocladus*, *Pohlia*)* с вплетенными в наружные стенки редкими и мелкими перьями куриных птиц, тонкими растительными волокнами и отдельными нитями паутины. Внутри гнездо было выстлано только мелкими серовато-бурыми перьями куриных, в основном *Tetrastes bonasia*. Летное отверстие было расположено сверху. Размеры гнезда после оставления его птенцами: наружный диаметр гнезда — 81—89, высота гнезда 79, наружный диаметр лотка — 33—35, внутренний (срединный) диаметр лотка — 45—48, глубина лотка — 51 мм. Масса сухого гнезда — 12.5 г.

Обычно постройкой гнезда заняты оба партнера (Haftorn, 1982; Зимин, 1988), однако самец может начать строить гнездо

* Определение лишайников и

проведено сотрудником Ботанического

института РАН В. В. Горшковым.

самостоятельно, если оно предназначено для второй кладки (Haftorn, 1978c, 1978d). В Фенноскандии, как и в Центральной Европе, корольки регулярно воспитывают два выводка (Palmgren, 1932; Haftorn, 1978a, 1982; Thaler, 1979; Мальчевский, Пукинский, 1983; Зимин, 1988), которые часто бывают совмещены во времени, т. е. самки приступают к началу второй кладки до вылета птенцов первого выводка. На примере многих воробьиных птиц, обитающих в северных окраинных частях ареала, было показано, что благодаря именно таким совмещениям может быть частично преодолен дефицит времени при возрастающей напряженности годового цикла (Зимин и др., 1986, 1988; Зимин, 1988). На юге Мурманской области, на о. Великом и прилегающей к нему территории корольки в некоторые годы (например, 1974—1975) также успевают вырастить два выводка (Коханов, 1990). Однако в более северных районах, в Лапландии, в местах периодического гнездования королька, пока не отмечали более одного выводка за год (Семенов-Тян-Шанский, Гилязов, 1991). В США у близкородственного вида *Regulus satrapa* также установлена бициклия (Galati, Carlyn, 1985).

Наблюдения за поведением взрослых птиц у гнезда были начаты 4—5/VI, за 3 дня до вылупления первого птенца, и продолжались непрерывно 25 ч. Наблюдения проводили с помощью 12-кратного полевого бинокля из специального укрытия, расположенного в 10 м от основания ствола. Кладка состояла из 10 яиц. Насиживала ее только самка.

Ранее было установлено, что самка начинает нерегулярно насиживать еще в период откладки яиц (Haftorn, 1978a, 1978b, 1982, 1986; Thaler, 1979). После появления очередного яйца самка обогревает неполную кладку от нескольких минут до часа, а в ночное время остается в гнезде. После откладки 8-го яйца самка начинает насиживать постоянно. Поведение королька в этот период похоже на описанное ранее для синиц (Haftorn, 1966). Для характеристики ритма насиживания использовали следующие показатели: плотность насиживания, продолжительность однократного (дневного) пребывания самки на гнезде, количество отлучек (прогулок) в разные периоды суток, продолжительность однократного пребывания кладки без насиживания, количество кормлений самки самцом и т. д. (рис. 2, табл. 1).

Первый утренний прилет самца к гнезду отмечен в 2-05 (время местное солнечное), а последний — в 18-45. Самка покинула гнездо сразу после появления самца, а вылетела кормиться последний раз с 17-37 до 17-40. Таким образом, активность самца оказалась на 1.1 ч больше, чем самки. Продолжительность непрерывного «ночного» насиживания, в течение которого самка ни разу не покинула гнездо, составило 8.4 ч (505 мин). В период дневной активности самка отсутствовала на гнезде в целом 208 мин, т. е. в течение суток кладка инкубировалась 20.2 ч, или 84.1%. Плотность насиживания (общее время или процент нахождения на

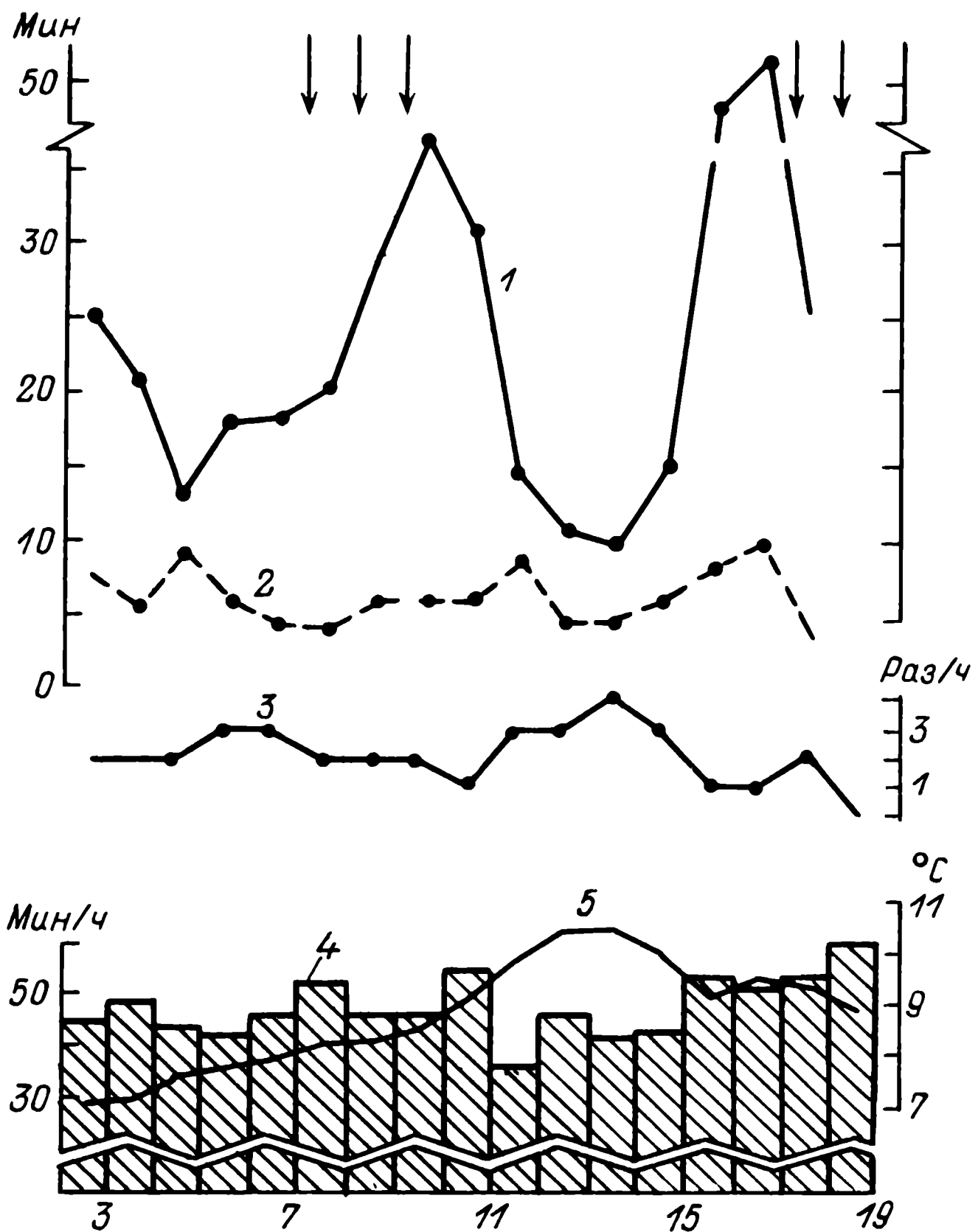


Рис. 2. Суточная ритмика инкубации кладки (10 яиц, 4—5/VI—1989)

1 — средняя продолжительность разового насиживания, 2 — средняя продолжительность разового отсутствия самки, 3 — число отлучек, 4 — плотность насиживания, 5 — дневная температура воздуха. Стрелками показаны периоды наивысшей несенной активности самца. По оси ординат (слева сверху) продолжительность, мин, (слева снизу) плотность насиживания, мин/ч, (справа в центре) количество, раз/ч, (справа снизу) температура, °C. По оси абсцисс — время.

гнезде в течение 1 ч) в дневное время составила от 36 до 54 (см. рис. 2), в среднем $\bar{x} \pm SE = 47.4 \pm 1.2$ мин или $79.0 \pm 2.0\%$. Анализ временных затрат на обогревание кладки в дневное время суток показал отсутствие значимого влияния на них времени дня (однофакторный дисперсионный анализ: $F(5; 11) = 1.547$; $P = 0.33$). Однако в более южных районах между этими показателями значимая зависимость была установлена (Haftorn, 1978b). Судя по измеренным значениям r_s (коэффициент корреляции Спирмена), не было значимой зависимости между плотностью насиживания и температурой воздуха ($r_s = 0.054$; $P = 0.83$). Но, чем меньше самка слетала с гнезда, тем больше была плотность насиживания ($r_s = 0.824$; $P = 0.001$). Оказалось, что этот показатель в значительной степени зависел от темпа кормления

Суточная ритмика насиживания кладки у желтоголового королька
(за 3 сут до вылупления, 5/VI-1989 г.)

Период	Время суток, ч	Продолжительность однократного пребывания самки на гнезде, мин				Продолжительность пребывания кладки без насиживания, мин				Кол-во кормлений самки самцом
		<i>n</i>	lim	<i>x</i>	<i>CV</i>	<i>n</i>	lim	<i>x</i>	<i>CV</i>	
1	2—6	9	11—32	19.1	26.2	9	4—11	6.7	18.9	6
2	6—10	9	4—55	26.0	33.7	9	4—7	5.0	22.5	4
3	10—14	11	1—44	16.2	60.9	11	1—10	5.6	33.0	3
4	14—18	7	7—51	34.6	51.2	8	3—9	6.2	37.9	9
5*										3
В				24.0	43.0			5.9	28.1	
сред-										
нем										
Всего		36				37				25

* Указан период, в течение которого самка уже не вылетала из гнезда, но самец продолжал ее кормить до 18-45.

самки самцом ($r_s = 0.552$; $P = 0.03$). Чем ниже была температура воздуха, тем чаще самец кормил самку ($r_s = 0.356$; $P = 0.16$), благодаря чему она совершала меньше прогулок ($r_s = -0.513$; $P = 0.04$). По данным Ковшаря (1981) самец *R. regulus* кормит самку во время насиживания, и это составляет значительную часть ее рациона. В южных районах Субарктики было установлено, что самка в период инкубации нерегулярно, но все же подкармливается самцом (Haftorn, 1978d). В представленном случае самец прилетал к гнезду за время дневной активности 30 раз и находился у гнезда в общем 103 мин (lim 1—9, $x = 3.4 \pm 0.4$). За это время он кормил самку 25 раз (см. табл. 1), причем почти половина всех кормлений (48%) была сделана с 14-00 до 18-45 (в период вечернего понижения температуры, сокращения числа отлучек с гнезда и их продолжительности).

Несколько раз в течение дня самец пел у гнезда, но наивысшая песенная активность была между 7—9 и 18—19 ч (см. рис. 2). Песня королька может быть услышана как при насиживании кладки, так и в период выкармливания птенцов, а также во время перемещений в поисках корма (Мальчевский, Пукинский, 1983), и по-видимому, во всех этих случаях она выражает общее возбуждение птицы.

Средняя продолжительность однократного насиживания кладки была минимальной (16.2 мин) в период с 10 до 14 ч, когда сумма тепла была наибольшей (см. рис. 2, табл. 1), однако в целом температура воздуха имела ограниченное влияние на продолжительность пребывания самки на гнезде. Положительная зависимость между временем суток и периодами насиживания показы-

вает ($r_s = 0.306$; $P = 0.03$), что к концу дня самка заметно увеличивала время инкубации (в среднем до 34.6 мин; см. табл. 1). Наиболее существенной оказалась взаимосвязь между продолжительностью насиживания и темпом кормления самки самцом ($r_s = 0.441$; $P = 0.08$). В течение суток самец 7 раз скрывался в гнезде на 2—4 мин, но всегда в присутствии самки. По сведениям Зимина (1988, с. 157) самцы *R. regulus* в северных регионах могут даже принимать участие в насиживании кладки. В известной сводке «Птицы Советского Союза» тоже указано, что насиживают кладку оба родителя (Судиловская, 1954). По нашим наблюдениям, самец кормил самку без видимого принуждения не только в гнезде, но и в пределах гнездового участка. Во время инкубации самец иногда сидел поблизости от гнезда, чаще перелетал в поисках корма с одного дерева на другое, слегка попискивая. Самка у гнезда вела себя более осторожно: вылеты и возвращения после отлучки были почти незаметными, что требовало повышенного внимания наблюдателей*. В течение суток самка возвращалась на гнездо 36 раз, продолжительность ее разового насиживания изменялась от 1 до 55 мин, а средняя продолжительность пребывания на гнезде в дневное время составила 24.0 ± 2.1 мин (см. табл. 1). В более южных районах, по данным Хафторна (Haftorn, 1978b), на 12 сут насиживания период дневной деятельности самки составил 14.7 ч (884 мин), а средняя продолжительность однократного обогрева кладки 26.8 ± 2.4 мин (lim 8—59, $n=26$). Однако было высказано предположение (Haftorn, 1978b), что влияние самца на продолжительность периодов насиживания не настолько существенно по сравнению с другими факторами, в частности голодом. Еще ранее Кендай (Kendeigh, 1952) показал, что ритмика насиживания исключительно обусловлена возникающим у птицы чувством голода, и что именно это ощущение заставляет ее прерывать насиживание. Впоследствии это положение вызвало дискуссию (Дольник, 1962; Данилов, 1966). Трудно сказать, является ли кормление насиживающей самки обязательным актом у корольков, гнездящихся на широте Полярного круга. Кормление самки самцом следует расценивать, прежде всего, как адаптивную тактику, направленную на увеличение вклада в энергетический баланс насиживающей птицы. Исследования Хафторна (Haftorn, 1973) показали, что самка сероголовой гаички *Parus cinctus* насиживала почти в 2 раза дольше, если была покормлена на гнезде самцом. По мнению Благосклонова (1991) — это еще и необходимая для сохранения будущего потомства черта поведения самца, так как именно таким образом может проверяться его способность по сигналу выпрашивания отдавать корм.

Паузы, в течение которых самка отсутствовала на гнезде, не

* Кроме автора, в наблюдениях принимали участие студенты И. Головина, Н. Белийская, Е. Чуева, С. Шапиро.

превышали 11 мин, а в среднем оказались 5.9 ± 0.2 . Пределы их средней продолжительности в 4 разных дневных периода (см. табл. 1) составили 5.0—6.7 мин. Температура и время суток еще в меньшей мере оказывали влияние на эту переменную, чем на продолжительность периодов насиживания. В Центральной Норвегии самка королька отсутствовала на гнезде 21.3% времени дневной активности или 188 мин (Haftorn, 1978b), а среднее время ее прогулки составило 7.0 ± 0.6 (lim 3—18, $n=27$). В горах Северного Тироля периоды насиживания у королька были не более 15 мин, а паузы между ними — 8 мин (Thaler-Kottek, 1988).

За время наших наблюдений длительность отлучек в процессе насиживания была менее изменчивым показателем, чем продолжительность обогревания кладки (коэффициент вариации (CV) 28.1 и 43.0% соответственно; см. табл. 1), что, по-видимому, отражает большую зависимость этого показателя от внутренних ритмов самки. Таким образом, регуляция времени насиживания в течение дня происходила в основном за счет изменения продолжительности однократных периодов насиживания и ритма кормления самки самцом.

Первый птенец появился в гнезде около 4 ч утра 7/VI. Асинхронность вылупления (в течение 2—3 и даже 3—4 суток) — обычное явление в гнездах *R. regulus* (Thaler, 1979; Haftorn, 1982; Мальчевский, Пукинский, 1983), в которых эффективное насиживание нередко начинается до завершения полной кладки. Наблюдения за поведением родителей в птенцовый период начали 10/VI, когда в гнезде было 9 птенцов и 1 неразвившееся яйцо. Для характеристики ритма выкармливания использовали следующие показатели: возраст птенцов, число прилетов с кормом в единицу времени (1 ч), величину интервалов между кормлениями, интенсивность обогревания птенцов, температуру воздуха, время дня и т. д. (рис. 3—5, табл. 2—3). Объем наблюдений в птенцовый период составил 143 ч.

Только самка была занята обогреванием птенцов. На 3 сут после вылупления она провела в гнезде 66.8% времени дневной активности, которое продолжалось 18.47 ч (табл. 2). Общее число периодов обогревания в этот день составило 46, число отлучек с гнезда — 47, а их средняя продолжительность — 16.0 ± 2.6 и 8.0 ± 0.7 мин соответственно. В утренние часы (2-00—7-00) продолжительность однократных периодов обогревания была самой высокой (см. рис. 3) — в среднем 53.4 мин (lim 25—82). За это время самка только 6 раз покинула гнездо, в среднем на 4.0 мин (lim 2—7), и только 2 раза кормила птенцов. Самая низкая плотность обогревания зарегистрирована с 12-00 до 17-00, в период с максимальным повышением дневной температуры. Начиная с 9-суточного возраста птенцов самка практически не обогревала их в дневное время (см. табл. 2), но до 14-суточного возраста продолжала оставаться в гнезде ночью. По данным Хафторна (Haftorn, 1982) самка перестала обогревать днем на 10-й день

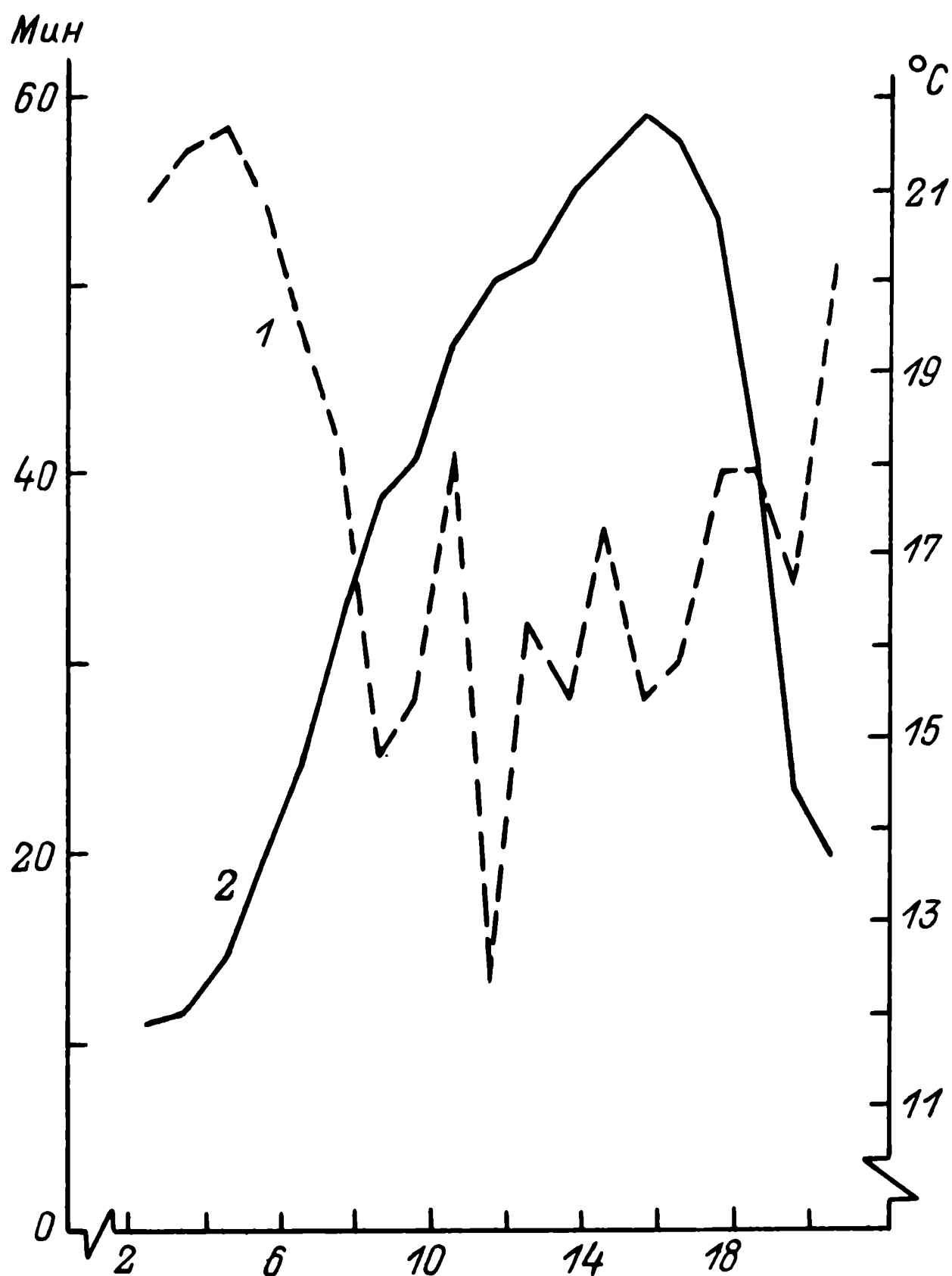


Рис. 3. Интенсивность обогрева (9 птенцов, возраст 3 сут) в период дневной активности:

1 — общее время обогрева птенцов в течение 1 ч, 2 — температура воз; °C По оси ординат: (слева) — время обогрева, мин; (справа) — температура, °C. По абсцисс — время, ч

и после этого отсутствовала в гнезде и ночью. Согласно Талер (Thaler, 1979) самка не проводила ночь в гнезде уже с 8-суточного возраста птенцов.

В возрасте 3 сут кормление птенцов отличалось обычным низким уровнем, на что указывают число прилетов и величина интервалов между ними (см. табл. 2—3). Продолжительность дневной активности самки по сравнению с периодом насиживания увеличилась на 2.9 ч, а самца — только на 0.5 ч. Однако на третий день птенцового периода (так же, как и в последующие) «рабочий день» самца был на 0.3—0.7 ч меньше, чем самки. Средняя продолжительность активности в период выкармливания у *R. regulus* составляла 18.1 ± 0.1 ч (Баккал, Коханов, 1991). Можно было ожидать, что на этом этапе, когда самка проводила в гнезде большую половину времени дня, самец мог бы проявлять более

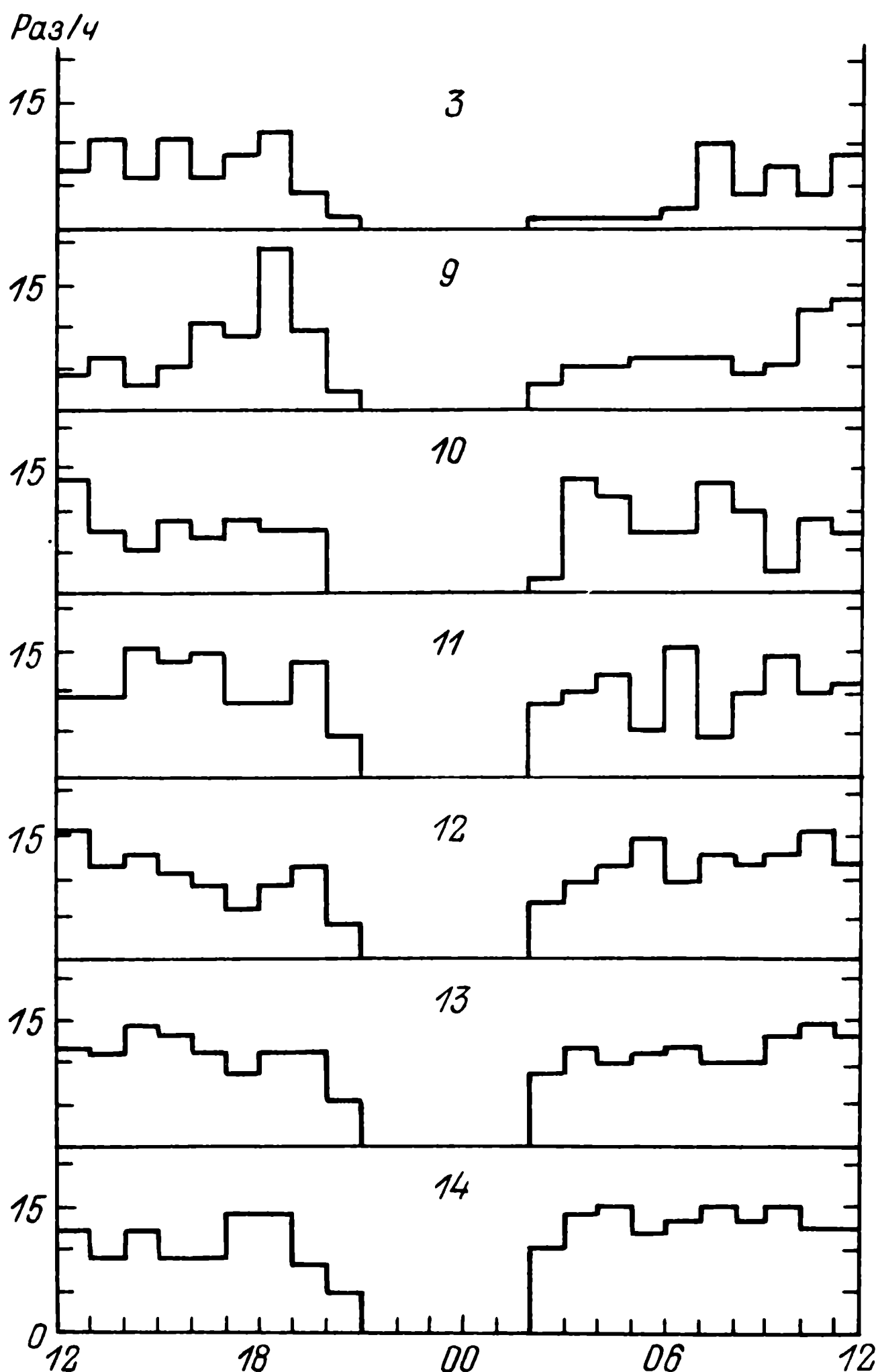


Рис. 4. Режим кормления птенцов парой *R. regulus* в 3, 9 — 14-суточном возрасте. Цифры указывают возраст (сутки). По оси ординат — прилетов кормом, раз/ч, по оси абсцисс — время.

высокую активность кормления, однако он почти поровну делил эти «обязанности» с самкой (см. табл. 2). Степень его участия в выкармливании была связана незначительной отрицательной зависимостью с интенсивностью обогревания птенцов ($r_s = -0.189$; $P = 0.04$). В дальнейшем, в течение последующего периода выкармливания, самец не изменил характер прилетов к гнезду (среднее значение интервалов между кормлениями оставалось почти на одном уровне — (см. табл. 3). Число кормлений

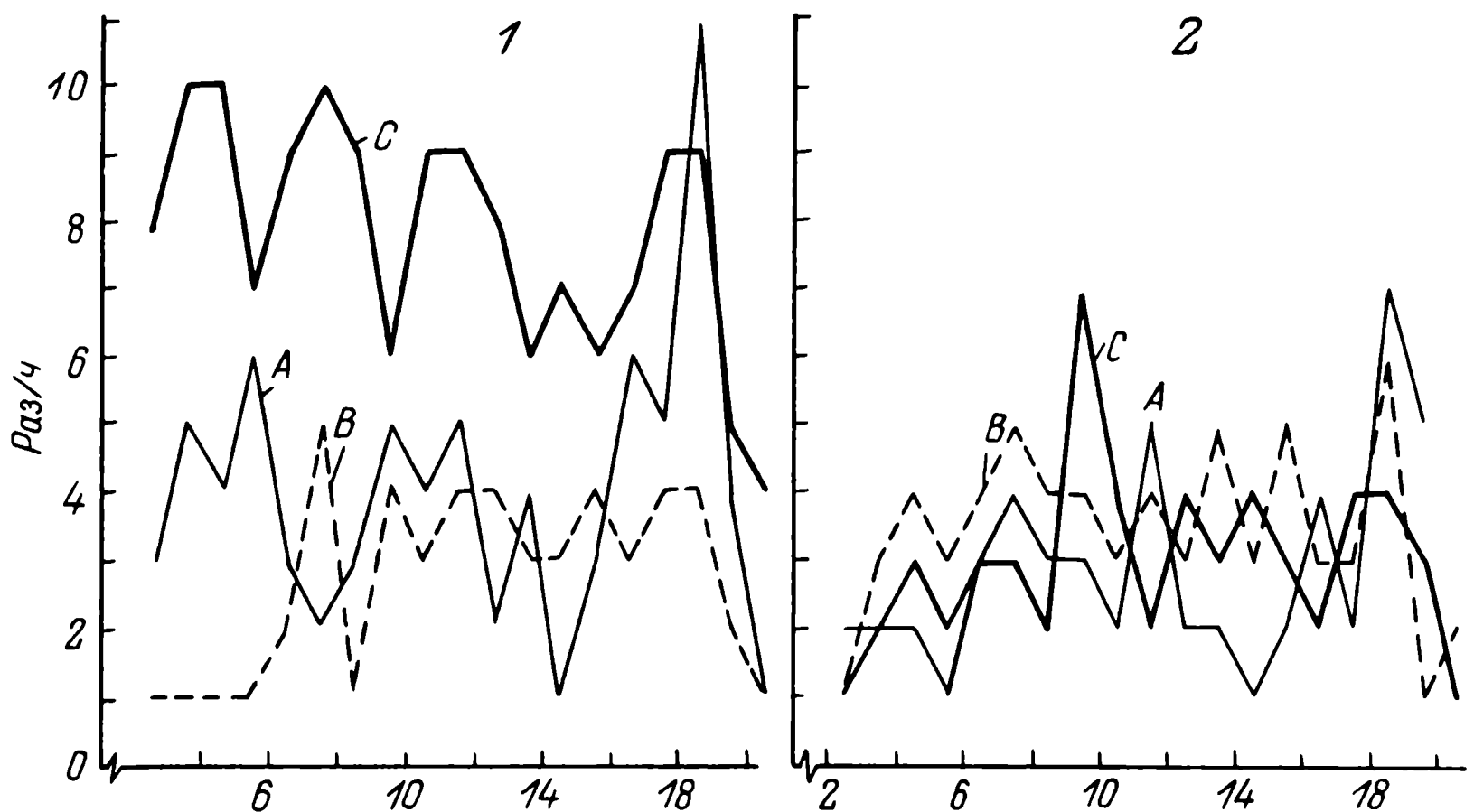


Рис. 5. Ритмика выкармливания птенцов в возрасте 3(А), 9(В) и 14(С) самкой (1) и самцом (2) *R. regulus*

По оси ординат — количество прилетов с кормом, раз/ч, по оси абсцисс — время

самкой было обратно пропорционально времени, затраченному на обогревание птенцов ($r_s = -0.696$; $P < 0.001$). В дальнейшем частота кормления самки зависела только от возраста птенцов ($r_s = 0.723$; $P < 0.001$), а для самца такая зависимость полностью отсутствовала ($r_s = 0.034$; $P = 0.71$).

Только в 3-суточном возрасте птенцов был заметный подъем активности кормления в период, предшествующий началу кормовой паузы (см. рис. 4), как для самки, так и для самца (см. рис. 5). Вечерний пик активности отмечали и в более позднем (8 сут) возрасте птенцов (Haftorn, 1982). В остальные дни птенцы выкармливались относительно равномерно, без резко выраженных пиков, особенно в 12—14-суточном возрасте (см. рис. 4—5).

Установлено, что частота кормления птенцов в этом гнезде изменялась от 1 до 18 раз/ч, а наибольшее число прилетов пришлось на 13—14 сут (см. табл. 2). Абсолютный максимум для пары составил 213 прилетов с кормом в 14-суточном возрасте птенцов. Как и следовало ожидать, с увеличением возраста общее число кормлений, как на выводок ($r_s = 0.623$; $P < 0.001$), так и на одного птенца (см. табл. 2) возрастало, но во второй половине птенцового периода общая частота кормления была намного ниже (в основном за счет самца), чем в других районах Субарктики, где среднее число кормлений на одного птенца достигало 3.2 (Haftorn, 1982). Известно, что неблагоприятные погодные условия могут оказывать определенное негативное влияние на частоту кормления, однако в 1989 г во вторую и третью декады июня средние температуры воздуха были одними из самых высоких за 6 последовательных лет (1987—1992) — 11.9 и 18.1 °С, соответственно, а осадки — минимальными. Вторая половина мая также

Таблица 2

Интенсивность кормления птенцов желтоголового короля

Дата	Время кормления, ч—мин		Возраст птенцов, сут	Продолжи- тельность «рабочего» дня	Число прилетов с кормом, раз				Обогревание самкой птенцов, % от продолжительности «рабочего» дня	
	первого	в течение «рабочего» дня			в среднем за 1 ч обоими родителями					
		самец			самка	всего	на выводок	на 1 птенца		
10/VI—1989	2—03	20—31	3	18.47	45	52	97	5.25	0.58	66.8
16/VI	2—00	20—01	9	18.02	52	74	126	6.99	0.78	4.2
17/VI	2—40	19—58	10	17.30	47	86	133	7.69	0.85	1.5
18/VI	2—10	20—16	11	18.10	67	120	187	10.33	1.15	0.5
19/VI	1—53	20—17	12	18.40	60	136	196	10.60	1.18	0.5
20/VI	2—03	20—13	13	18.17	59	151	210	11.56	1.28	0.8
21/VI	2—08	20—22	14	18.23	56	157	213	11.68	1.30	0.4
В среднем:	2—08	20—14		18.10						
Всего, абс.:					386	776	1162			
%					33.2	66.8	100.0			

Таблица 3

Некоторые показатели ритма выкармливания птенцов желтоголового короляка в гнезде

Возраст птенцов, сут	Частота прилетов с кормом, р/час		Величина интервала между кормлениями,								Затраты времени на кормление птенцов и ожидание фекальных капсул, с				Число вынесенных фекальных капсул, р/сут	
			самец				самка				самец		самка			
	самец	самка	lim	х	CV	lim	х	CV	lim	х	lim	х	lim	х		
	самец	самка	lim	х	CV	lim	х	CV	lim	х	lim	х	lim	х		
3	2.4	2.9	3—50	17.0	59.6	1—24	6.9	80.7	15—95	38.8	11—55	30.3	—	—		
9	2.9	4.1	2—58	21.2	71.3	1—39	14.8	63.9	3—62	19.5	2—60	20.3	3	16		
10	2.7	5.0	2—77	21.5	92.9	1—47	12.0	76.1	2—60	16.8	1—45	18.9	—	24		
11	3.7	6.6	1—53	15.6	70.6	1—30	9.1	76.7	3—30	13.5	2—75	21.5	8	22		
12	3.3	7.3	1—50	17.9	69.1	1—35	8.2	69.9	3—60	14.7	4—150	20.2	5	20		
13	3.3	8.3	4—44	18.3	53.1	2—27	7.3	62.1	2—90	15.8	5—120	22.0	1	36		
14	3.1	8.6	5—38	18.4	53.4	2—18	6.7	49.4	3—44	16.0	6—90	20.6	10	47		

отличалась более благоприятными температурными условиями по сравнению с другими сезонами размножения. Можно предположить, что это был один из благоприятных сезонов для гнездования *R. regulus* у северной границы ареала.

Желтоголовый королек может быть хорошим примером того, что частота кормления — показатель не видоспецифичный и изменчивый. У этого вида число прилетов с кормом к гнезду во второй половине птенцового периода может быть менее 200 (Ковшарь, 1981), несколько превышать 200 (представленные результаты), до 300 (Птушенко, Иноземцев, 1968; Haftorn, 1982), 400 (Строков, 1960) и даже до 600 в день (Мальчевский, Пукинский, 1983). По всей видимости, для более строгой оценки родительского вклада необходимы дополнительные показатели, а именно — количество или объем принесенного корма, на что указывали многие исследователи (Bierman, Sealy, 1982; Wittenberger, 1982; Grundel, 1987; Mogeno, 1987; Дольник, 1987).

Дисперсионный анализ выявил значимое влияние времени дня только на частоту прилетов самца: $F(18; 104) = 1.906$; $P = 0.02$, но не самки: $F(18; 104) = 0.953$; $P = 0.51$ и не обоих полов совместно: $F(18; 104) = 1.727$; $P = 0.005$. Частоты прилетов самца и самки слабо, но все же положительно коррелировали между собой: r (коэффициент корреляции) $= 0.235$; $P = 0.01$ и τ (ранговый коэффициент корреляции Кендалла) $= 0.187$; $P = 0.001$, что может объясняться предпочтением партнеров изредка летать за кормом вместе. Только в одном случае (в течение 1 ч в 14-суточном возрасте птенцов) самец значительно увеличил частоту прилетов с кормом, чтобы возместить недостающий вклад самки.

При полете к гнезду оба пола использовали одинаковые по высоте и удалению, но расположенные с разных сторон, индивидуальные присады, однако самец использовал их чаще. Прилетая к гнезду с кормом, каждая из взрослых птиц буквально «кралась» от присады к гнезду, скрываясь внутри еловой лапы. Такое поведение отличалось от наблюдаемого в инкубационный период, когда обе птицы вели себя более заметно, прямо подлетая к гнезду. Когда прилетал самец, самка всегда давала ему возможность кормить птенцов самостоятельно. Ни разу самец не кормил самку на гнезде и не передавал ей корм для птенцов. В начале второй половины птенцового периода у самца появилась новая форма активности: он внимательно осматривал гнездо снаружи, но ничего в нем не изменял и не дополнял новым строительным материалом (известно, что некоторые воробьиные достраивают гнездо даже в птенцовую стадию — Pulliainen, 1979). Ежедневно, начиная с 10-суточного возраста, он прилетал без корма к гнезду, в среднем в 11.2% от общего числа регистраций. «Изучение гнезда» самцом было всегда связано с прилетами без корма.

В первую половину птенцового периода в поведении самки проявляется одна особенность, которая всегда отличает ее от

самца. В момент, предшествующий началу обогревания птенцов, самка периодически активно зондирует клювом дно и боковые стенки лотка, так что снаружи гнезда виден только часто вздрагивающий хвост. Об этой особенности в отношении открытогнездящихся воробьиных птиц уже сообщалось (Hartshorne, 1962; Haftorn, 1982; Баккал, 1991). Функция этой формы активности, получившей название «tremble-thrust», может быть связана с расширением чаши гнезда, созданием более благоприятных условий для аэрации гнезда, уничтожением гнездовых паразитов и остатков экскрементов (Haftorn, 1982). В отношении короляка эта активность связана, по-видимому, только с периодом обогревания птенцов, тогда как у других воробьиных она может проявляться и при инкубации. После завершения периода регулярного обогревания птенцов короляка в дневное время (8—9 сут), «tremble-thrust» не регистрировались. Для самца такая форма активности нехарактерна.

Фекальные капсулы птенцов поедались родителями в течение первых трех дней (Thaler, 1979; Haftorn, 1982; представленные результаты), а позднее оба пола выносили их из гнезда. Предполагается, что энергетическая ценность экскрементов птенцов младшего возраста является главной причиной их поедания родителями (Glück, 1988). У других воробьиных, однако, мы наблюдали поедание фекальных капсул в более позднем возрасте. Общее время кормления и ожидания фекальных капсул самкой и самцом в течение птенцового периода показаны в табл. 3. Как у большинства воробьиных, процесс кормления младших птенцов у короляка занимал больше времени, чем старших, но самка при этом всегда была более заботливым полом. Родители сокращали и время ожидания фекальных капсул с возрастом птенцов. Хафторн (Haftorn, 1982) наблюдал, что к концу гнездового периода (начиная с 13-суточного возраста) у птенцов развивается привычка независимого от присутствия родителей испражнения, которая проявляется в «выстреливании» фекалиями за край гнезда. Очень сходное поведение мы наблюдали у веснички *Phylloscopus trochilus*, когда птенцы после 8—10-суточного возраста выходят за пределы гнезда и оставляют экскременты в 3—5 см от «входа». Таким образом, в определенном возрасте родители прекращают затрачивать время на ожидание фекальных капсул, а выносят их при последующем посещении гнезда.

В южных частях ареала короляки разыскивают корм в основном на елях (Иноземцев, 1964). Та же особенность, по-видимому, характерна для них в гнездовой период в Субарктике. Нами установлено, что в пределах гнездового участка короляки добывали корм на березах ($n=14$), соснах ($n=18$) и елях ($n=98$) исключительно в верхней части крон, в 5—15 м от гнезда. Иногда в течение 1 мин самка или самец могли собрать необходимую для птенцов порцию корма. По визуальным наблюдениям птенцовый корм состоял из мелких насекомых, в том числе гусениц

пядениц (*Geometridae*), масса которых не превышала 120—150 мг

Все 9 птенцов благополучно вылетели в 13-00 (при осмотре гнезда) 26/VI. Таким образом, от появления первого птенца до вылета всего выводка прошло 19.4 сут. Относительно успешности размножения корольков информации очень мало. В 1990 г. на о. Великом и прилегающей территории были обнаружены 3 гнезда, одно из которых было брошено на стадии постройки, в другом самка бросила кладку в период насиживания, а в третьем (гнездо располагалось на той же ели, что в 1989 г.) найдены 6 погибших птенцов в возрасте 9—11 сут. Причины столь высокого «отхода» нам неизвестны. По имеющимся данным, в горных лесах Тянь-Шаня (Ковшарь, 1981) и в южной Субарктике (Haftorn, 1978e) успешность размножения королька не превышает 50%.

Представленные результаты убеждают в том, что при изучении родительского поведения как особой стороны жизнедеятельности отдельных особей (пар), количество которых по понятным причинам не может быть большим, могут быть получены «уклоняющиеся» сведения. При наблюдениях за гнездовой парой корольков установлено, что вклад самца при выкармливании птенцов был в 2 раза ниже, чем самки (см. табл. 2), но это не привело к снижению эффективности гнездования. Судя по литературным данным, самец и самка принимают равное участие в выкармливании (Thaler, 1979; Haftorn, 1982). Талер привела один исключительный случай, когда самец кормил птенцов только дважды в час в течение большей части гнездового периода, но после вылета птенцов он поровну делил эти «обязанности» с самкой. Известно, что самец королька может начать строить второе гнездо задолго до того, как оно понадобится (Haftorn, 1982), и в таком случае самка какое-то время будет кормить одна или с меньшим участием самца. Дифференциация родительского вклада может также зависеть от состояния погоды и обилия корма в сезон размножения. При благоприятных погодных условиях и обилии пищи самки могут вкладывать больше усилий в выкармливание птенцов, а в плохих условиях — большой вклад принадлежит самцам (Wittenberger, 1982). Вполне вероятно, что сезон 1989 г. был одним из благоприятных для наиболее успешного гнездования королька на юге Мурманской области. В таком случае, более определенную причину разницы во вкладах самки и самца при выкармливании птенцов можно было установить при детальном исследовании количественных характеристик птенцового корма.

ЛИТЕРАТУРА

- Баккал С. Н. Особенности обогрева птенцов белобровика (*Turdus iliacus*) в Субарктике // Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1991. Т. 239. С. 13—29.
- Баккал С. Н., Коханов В. Д. Суточная активность воробьиных на Полярном круге в гнездовой период выкармливания птенцов // Матер. 10-й Всесоюз. орнитол. конф. Ч. 2. Кн. 2. Минск, 1991. С. 47—48.

- Благосклонов К. Н. Гнездование и привлечение птиц в сады и парки. М., 1991. 251 с.
- Данилов Н. Н. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике // Труды Ин-та биологии, 1966. Т. 2. Вып. 56. 147 с.
- Дольник В. Р. Экспериментальное изучение насиживания у некоторых птиц // Орнитология, 1962. Вып. 5. С. 404—409.
- Дольник В. Р. Затраты энергии на родительскую заботу о птенцах у птиц // Зоол. журн., 1987. Т. 66. Вып. 8. С. 1125—1134.
- Зимин В. Б. Ивантер Э. В. Птицы.— Петрозаводск, 1974. 256 с.
- Зимин В. Б., Артемьев А. В., Лапшин Н. В., Хохлова Т. Ю. Адаптивные особенности годовых циклов воробьиных птиц в северных зонах ареала // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование.— Л., 1986. Ч. 1. С. 242—243.
- Зимин В. Б. Экология воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л., 1988. 183 с.
- Зимин В. Б., Артемьев А. В., Лапшин Н. В., Хохлова Т. Ю. Адаптивные особенности годовых циклов птиц, обитающих у северных границ ареала // Изучение и охрана птиц в экосистемах Севера.— Владивосток, 1988. С. 60—67.
- Иноземцев А. А. Питание и другие особенности экологии короля и крапивника в Московской области // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1964. Т. 69. Вып. 3. С. 64—72.
- Ковшарь А. Ф. О трех уровнях изучения экологии гнездования птиц // Тез. Всесоюз. конф. молодых ученых «Экология гнездования птиц и методы ее изучения».— Самарканд, 1979. С. 106—107.
- Ковшарь А. Ф. Особенности размножения птиц в Субвысокогорье.— Алма-Ата, 1981. 259 с.
- Коханов В. Д. Материалы по экологии лесной завирушки и желтоголового короля в Мурманской области // Наземные позвоночные животные в заповедниках Севера европейской части РСФСР (Сб. научн. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР).— М., 1990. С. 86—97.
- Мальчевский А. С., Пукинский Ю. Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. Т. 2. (Сем. Корольковые — Regulidae).— Л., 1983. С. 241—246.
- Новиков Г. А. О некоторых задачах и методах изучения экологии птиц // Тез. докл. 2 Всесоюз. орнитол. конф. Ч. 2.— М., 1959. С. 103—105.
- Семенов-Тянь-Шанский О. И., Гилязов А. С. Птицы Лапландии.— М., 1991. 288 с.
- Итушенко Е. С., Иноземцев А. А. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий (Род Королек — *Regulus* Cuv.).— М., 1968. С. 322—324.
- Строков В. В. Пернатые друзья лесов.— М., 1960. 173 с.
- Судиловская А. М. Птицы Советского Союза (Семейство Корольки).— М., 1954. Т. 6. С. 126—141.
- Хафторн С. Технические нововведения преобразуют полевые исследования в орнитологии (перевод А. В. Андреева) // Экспериментальные исследования в изучении северных птиц и результаты их применения.— Владивосток, 1986. С. 19—28.
- Bierman G. C., Sealy S. G. Parental feeding of nestling Yellow Warblers in relation to brood size and prey availability // Auk, 1982. Vol. 99. N 2. P 332—341.
- Dean T. Goldcrest trapped in spider's web // British Birds, 1984. Vol. 77 N 11. P. 569.
- Dick G., Sackl P. Elterlicher Aufwand am Beispiel einer Wasserramselbrut (*Cinclus cinclus*) // Egretta, 1988. Vol. 31 N 1—2. S. 70—77.
- Galati B., Carlyn B. Breeding of the Golden crowned kinglet in Northern Minnesota // J. Field Ornithol., 1985. Vol. 56. N 1. P 28—40.
- Glück E. Why do parent birds swallow the feces of their nestlings? // Experientia, 1988. Vol. 44. N 6. P 537—539.

- Grundel R.* Determinants of nestling feeding rates and parental investment in the Mountain Chickadee // *Condor*, 1987. Vol. 89. N 2. P 319—328.
- Haftorn S.* Egglegging og ruging hos meiser basert pa temperaturmalinger og directe iakttagelser // *Sterna*, 1966. Bd. 7. Hf. 2. S. 49—102.
- Haftorn S.* Internt fjernsyn og datalogger i ornitologiens tjeneste. (Closed-circuit television and datalogger, new tools to ornithology) // *Sterna*, 1972. Bd. 11. S. 243—252.
- Haftorn S.* Lappmeisa *Parus cinctus* i hekketiden. Forplantning, stemmeregister og hamstring av naering // *Sterna*, 1973. Bd. 12. Hf. 2. S. 91—155.
- Haftorn S.* Behaviour of the Goldcrest *Regulus regulus* during the act of egg-laying, as observed on closed-circuit TV // *Cinclus*, 1978a. Vol. 1. N 1. P. 55—57.
- Haftorn S.* Egg-laying and regulation of egg temperature during incubation in the Goldcrest *Regulus regulus* // *Ornis Scand.*, 1978b. Vol. 9. N 1. P. 2—21.
- Haftorn S.* Cooperation between the male and female Goldcrest *Regulus regulus* when rearing overlapping double broods // *Ornis Scand.* 1978c. Vol. 9. N 2. P. 124—129.
- Haftorn S.* Energetics of incubation by the Goldcrest *Regulus regulus* in relation to ambient air temperatures and the geographical distribution of the species // *Ornis Scand.*, 1978d. Vol. 9. N 1. P. 22—30.
- Haftorn S.* Weight increase and feather development in the Goldcrest *Regulus regulus* // *Ornis Scand.*, 1978c. Vol. 9. N 2. P. 117—123.
- Haftorn S.* Parental care of nestlings by the Goldcrest *Regulus regulus* // *Ornis fennica*, 1982. Vol. 59. N 2—3. P. 123—134.
- Haftorn S.* Clutch size, intraclutch egg size variation, and breeding strategy in the Goldcrest *Regulus regulus* // *J. Ornithol.*, 1986. Bd. 127. Nr 3. S. 291—301.
- Hartshorne J. M.* Behaviour of the Eastern Bluebird at the nest // *The Living Birds*, 1962. N 1. P. 131—149.
- Kendeigh S. C.* Parental care and its evolution in birds // *Illinois Biol. Monographs*, 1952. Vol. 22. P. 1—356.
- Moreno J.* Parental care in Wheather *Oenanthe oenanthe*: effects of nestling age and brood size // *Ornis. Scand.*, 1987. Vol. 18. N 4. P. 291—301.
- Palmgren P.* Zur Biologie von *Regulus r. regulus* (L.) und *Parus atricapillus borealis* Selys. // *Acta Zool. Fenn.*, 1932. Bd. 14. S. 1—113.
- Pulliainen E.* Behaviour of a nesting capercaillie (*Tetrao urogallus*) in northeastern Lapland // *Ann. Zool. Fennici*, 1971. Vol. 8. P. 456—462.
- Pulliainen E.* Behaviour of a Willow Grouse *Lagopus l. lagopus* at the nest // *Ornis Fennica*, 1978. Vol. 55. P. 141—148.
- Pulliainen E.* Behaviour of a pair of Redpolls, *Acanthis flammea*, at the nest // *Aquilo. Ser. Zool.*, 1979. Vol. 19. P. 87—96.
- Røskaft E.* The daily activity pattern of the rook, *Corvus frugilegus*, during the breeding season // *Fauna norvegica. Ser. C.*, 1981. Vol. 4. N 2. P. 76—81.
- Thaler E.* Das Aktionssystem von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus*, *R. ignicapillus*) und deren ethologische Differenzierung // *Bonner Zool. Monogr.*, 1979. Nr. 12. S. 1—151.
- Thaler-Kottek E.* Lebenskünstler Goldhähchen // *Biol. unserer Zeit*, 1988. Bd. 18. Hf. 2. S. 33—39.
- Wittenberger J. F.* Factors affecting how male and female Bobolinks apportion parental investments // *Condor*, 1982. Vol. 84. P. 22—39.

Summary

S. N. Bakkal

BEHAVIOUR OF A PAIR OF GOLDCREST, REGULUS REGULUS, AT THE NEST

The behaviour of a nesting Goldcrest was studied with the aid of the round-the-clock observation in a single nest in south part of Murmansk Region (66° 34' N, 33° 15' E). Only the female incubated the ten eggs and brooded the nine young

It had one long incubation period on the day, centred around midnight (length 505 min), and 36 shorter periods (mean length 24 min). The nest was left unattended only 14.4% of the time. Influence of air temperature, time of day and the male which feeds your the female on the duration periods-on and periods-off in incubation stage are described. Periods-on and attentiveness during incubating were positively correlated (Spearman's rank correlation) with the feeding of the female by the male.

The brooding female was not fed by the male. This material and data from the literature show that during nestling period (at the end this stage) feeding rates may be from 200 to 600 times of day. Feeding rates of the male and the female increased not similarly throughout the nestling period. In this study the female Goldcrest delivered about 66.8% of the food at the nest. The results suggest that perhaps feeding rates are differed between parents because of changes according to weather conditions and food availability.

УДК 598.826:591

Н. П. Иовченко

Биологический НИИ Санкт-Петербургского университета

ЭКОЛОГИЯ СЕДОГОЛОВОГО ЩЕГЛА (*CARDUELIS CANICEPS* VIG.) В ТЯНЬ-ШАНЕ

Представлены результаты длительных стационарных исследований с применением индивидуального мечения цветными кольцами, прижизненного обследования отловленных птиц и содержания в неволе. Анализируются различные аспекты экологии седоголового щегла, в частности сезонные явления годового цикла. Седоголовый щегол не является типичной перелетной птицей, однако у птиц, содержащихся в неволе, отмечен четко выраженный пик весеннего миграционного жиротложения, регулируемого фотопериодической реакцией. Период откладки яиц ежегодно составлял около 60–70 суток — с середины — конца мая до конца июля. Крайние даты начала кладок — 15 мая и 1 августа. Обсуждается влияние различных факторов (состояние кормовой базы, фотопериод, температура) на сроки и продолжительность половой активности. Величина кладки 4–5 яиц (4.71 ± 0.09 , $n=28$). Все кладки, начатые до середины июля, состояли из 5 яиц. Инкубационный период — 13.5–15 суток с момента откладки первого яйца. Приводятся данные по постэмбриональному росту и развитию птенцов, детально описывается процесс формирования оперения. Постювенальная линька начинается в конце июля и заканчивается в середине ноября. Молодые особи приступают к смене оперения в возрасте 27–45 суток. Описана последовательность постювенальной линьки, анализируются возраст начала линьки, ее полнота и продолжительность у особей с разными сроками вылупления. Послебрачная линька проходит в основном с середины июля до конца октября; представлена схема смены оперения. Отмечено явление частичного совмещения размножения и послебрачной линьки (20 случаев). Оно имело место у обоих полов, в основном в период выкармливания птенцов, но также и в процессе откладки яиц, и в период насиживания. Темпы смены оперения у птиц, совмещающих размножение и линьку, значительно ниже, чем у особей, не совмещающих эти процессы. У птиц, содержащихся в неволе, пик осеннего жиротложения приходился на вторую половину октября. Анализ регистраций меченых птиц свидетельствует о большом постоянстве территориальных связей у взрослых особей седоголового щегла.

Седоголовый щегол относится к числу видов, достаточно широко распространенных, и местами имеет относительно высокую численность. Тем не менее до настоящего времени многие аспекты его экологии остаются слабо или совершенно не исследованными. Сведения, имеющиеся в литературе, относятся в основном к данным о биотопическом распределении вида, сроках размножения, перемещениях, питании (Батырова, Батыров, 1966; Козлова, 1949;

Бородихин, 1974; Ковшарь, 1979 и др.). В данной работе представлены результаты исследований, касающиеся преимущественно сезонных явлений годового цикла и других особенностей экологии, сведения о которых в литературе практически отсутствуют.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Стационарные полевые исследования проводились в Киргизии на северном склоне Киргизского хребта в ущелье Ала-Арча. Основной материал был собран на контрольном участке площадью 2.5×0.5 км², заложенном на склоне западной экспозиции в поясе арчового редколесья на высоте 2100—2300 м над ур. м. Работы велись 4—17.07 1979 г., 4.04—30.09 и 10—22.11 1980 г., 7—30.07 1982 г., 17.05—20.10 1983 г., 29.01—11.02 и в течение августа 1984 г., 11.05—31.08 1985 г., 17.08—8.09 1991 г., 22.06—19.08 1992 г. Параллельно проводились эпизодические наблюдения и отловы птиц в населенных пунктах Чуйской долины (в основном в г. Кара-Балта).

Помимо общепринятых приемов визуальных наблюдений, среди использованных нами методов ведущее место принадлежало отлову, индивидуальному мечению и прижизненному обследованию птиц. Щеглов отлавливали паутинными сетями, установленными на контрольном участке и возле родника в разреженном высокоствольном арчевнике (где птицы концентрировались на водопое), а также на предполагаемых гнездовых участках в местах постоянных встреч отдельных особей на подсадного поющего самца и бойками у гнезд. Всего отловлены 222 особи. На гнездах окольцованы 47 птенцов. Всех птиц, кроме металлического кольца с номером, метили индивидуально двумя цветными пластиковыми кольцами собственного изготовления. Для индивидуального мечения использовались также разнообразные красители (родамин, пикриновая кислота, штемпельная краска и другие), что значительно облегчало определение особей, поскольку особенности биотопов и образа жизни этого вида не всегда позволяют хорошо разглядеть кольца на цевке. Применение индивидуального мечения дало возможность исследовать особенности территориального поведения и многие другие вопросы экологии.

Для оценки физиологического состояния отлавливаемых особей в качестве показателей использовались степень развития клоакального выступа у самцов и наседного пятна у самок, изменение окраски клюва, жирность и масса, состояние оперения.

Размеры клоакального выступа оценивались по 4-балльной системе: «нет» — клоака не увеличена, «мало» — клоака увеличена до $1/3$ максимальных размеров, «средне» — клоака достигла больше половины максимальной величины ($1/2$ — $2/3$), «много» — клоака имеет максимальные размеры (5 — 6.5×4 — 5 мм). Способности к размножению соответствуют баллы «средне» и «много». В таблицах и на рисунках для баллов развития клоакальных

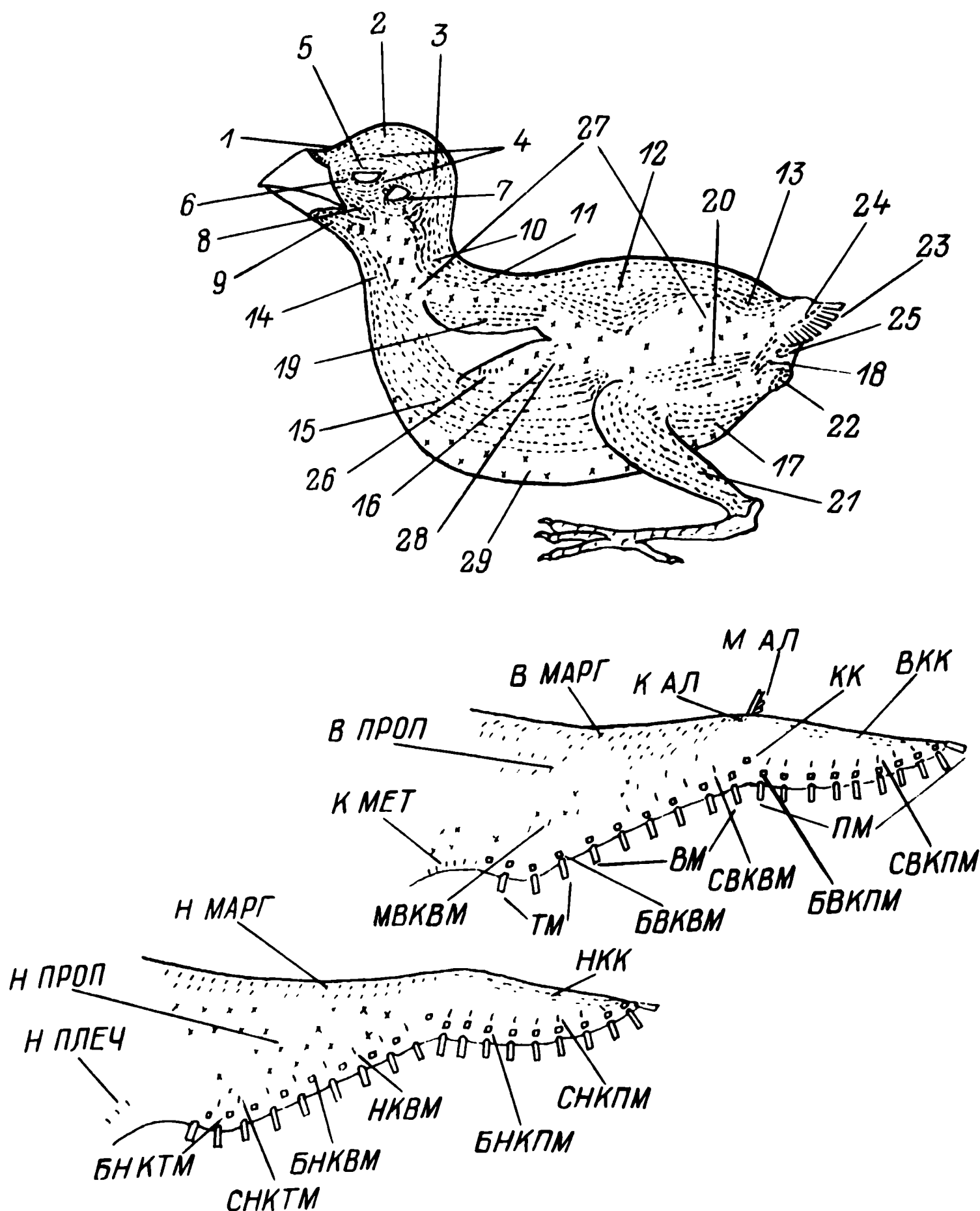


Рис. 1. Птерилозис воробьиной птицы

Головная птерилия 1 — лобный, отдел, 2 — коронарный, 3 — затылочный, 4 — окологлазничный, 5 — глазной, 6 — уздечка, 7 — ушной, 8 — челюстной, 9 — межчелюстной; спинная птерилия: 10 — шейный отдел, 11 — межлопаточный, 12 — дорсальный, 13 — крестцовый; брюшная птерилия: 14 — шейный отдел, 15 — грудной, 16 — боковой, 17 — вентральный, 18 — поствентральный; 19 — плечевая птерилия; 20 — бедренная птерилия; 21 — голенная птерилия; 22 — анальная птерилия; хвостовая птерилия: 23 — рулевые, 24 — верхние кроющие хвоста, 25 — нижние кроющие хвоста; 26 — пекторальные; аптерин: 27 — спинная, 28 — боковая, 29 — брюшная; крыловая птерилия ПМ — первостепенные маховые, ВМ — второстепенные маховые, ТМ — третьестепенные маховые, В МАРГ — верхние маргинальные кроющие, В ПРОП — верхние кроющие пропатагальной складки, М АЛ — маховые алулы, К АЛ — кроющие алулы, ВКК — верхние кроющие кисти, КК — карпальное кроющее, БВКПМ — большие верхние кроющие первостепенных маховых, СВКПМ — средние верхние кроющие первостепенных маховых, БВКВМ — большие верхние кроющие второстепенных маховых (в этот участок включены и большие верхние кроющие третьестепенных маховых), СВКВМ — средние верхние кроющие второстепенных маховых.

выступов приняты цифровые обозначения от «нет» — I до «много» — IV

Стадии наследного пятна определялись по методике Бейли (Bailey, 1952) и Люлеевой (1965, 1967) с небольшими изменениями. У самок седоголового щегла началу развития наследного пятна предшествует увеличение клоакального выступа. Первая стадия наследного пятна, характеризующаяся освобождением брюшной аптерии от пуховидных перьев, совпадает со строительством гнезда и подготовкой к откладке яиц. Вторая стадия — «васкуляризация кожи», соответствующая периоду откладки яиц, часто накладывается на первую. При первом в сезоне размножении птица приступает к откладке яиц в то время, когда брюшная аптерия очистилась от пуховидных перьев иногда только наполовину. В таких случаях наследному пятну придавалось значение второй стадии. В период кладки самки отличаются также сильно увеличенным и оттянутым назад брюшком и высокой массой тела. Третья стадия («отек») соответствует всему периоду насиживания и продолжается в первые дни после вылупления птенцов. Когда птенцам исполняется 6—7 суток, отек полностью исчезает. С этого момента начинается четвертая стадия. В случае восстановления наследного пятна после уже имевшего место размножения отмечается морщинистость и шелушение кожи. Этот признак дает возможность судить о том, приступает ли самка к размножению впервые или повторно. Пятая стадия наследного пятна соответствует зарастанию его пуховидными перьями. У седоголового щегла это происходит во время послебрачной линьки.

Подкожные жировые резервы определялись визуально по методке Блюменталь и Дольника (1962; Дольник, 1967; Виноградова и др., 1976). В таблицах и на рисунках для баллов приняты цифровые обозначения от «нет» — I до «очень много» — V. Птиц взвешивали на аптекарских весах с точностью до 0.1 г.

Для описания линьки была использована методика, разработанная в Ленинградском университете (Носков, Гагинская, 1972; Носков, Рымкевич, 1977). Названия участков оперения и их условные обозначения в тексте и на рисунках приводятся в соответствии с рис. 1. Для всех маховых принята общая нумерация, начиная с самого дистального рудиментарного первостепенного махового, для рулевых — от центральной пары. При упоминании в тексте количества маховых и рулевых цифра означает количество маховых на одном крыле и пары рулевых.

МВКВМ — малые верхние кроющие второстепенных маховых, *К МЕТ* — кроющие метапатагиальной складки, *Н МАРГ* — нижние маргинальные кроющие, *Н ПРОП* — нижние кроющие пропатагиальной складки, *Н КК* — нижние кроющие кисти, *БНКПМ* — большие нижние кроющие первостепенных маховых, *СНКПМ* — средние нижние кроющие первостепенных маховых, *БНКВМ* — большие нижние кроющие второстепенных маховых, *СНКВМ* — средние нижние кроющие второстепенных маховых, *БНКТМ* — большие нижние кроющие третьестепенных маховых, *СНКТМ* — средние нижние кроющие третьестепенных маховых, *Н ПЛЕЧ* — нижние кроющие плеча

Для уточнения сроков и продолжительности периода откладки яиц, определения величины кладки и выяснения других вопросов гнездовой биологии использовались данные о 43 гнездах.

Изучение процессов роста и развития в гнездовой период проводилось по известным методикам (Шмальгаузен, 1935; Мальчевский, 1959; Нейфельдт, 1970; Носков, Болотников, 1973) на птенцах в природе. Развитие молодых птиц в послегнездовой период прослежено на особях, взятых из гнезд вместе с родителями накануне вылета, а также на повторно отловленных птицах. Содержание птиц в неволе оказалось весьма перспективным методом и для выяснения целого ряда других вопросов экологии данного вида.

1. ВЕСЕННЯЯ МИГРАЦИЯ И ПРИЛЕТ НА МЕСТА РАЗМНОЖЕНИЯ

Седоголовый щегол не является типичной перелетной птицей. Часть особей этого вида остается на зимний период на местах размножения даже в северных частях ареала (Бородихин, 1974) и высоко в горах (Кузнецов, 1962; Ковшарь, 1979). Другая часть птиц улетает и регулярно возвращается на места размножения в основном в марте. Так, на Чокпакском перевале первых седоголовых щеглов отмечали 25 февраля — 9 марта, в среднем 3 марта (Гаврилов, Гисцов, 1985). Основной пролет проходит там с 1 по 25 марта, когда отмечено 86.2% общего их количества за сезон. Пик миграций, по данным отловов, приходится на четвертую пятидневку марта. Под Алма-Атой весенние перемещения наиболее заметны во второй половине марта (Бородихин, 1974). В Заилийском Алатау седоголовые щеглы возвращаются на места размножения в середине—второй половине марта (Ковшарь, 1979).

Анализ изменений массы и жирности птиц, содержащихся в неволе при разных фотопериодических условиях, показал, что у седоголового щегла имеется четко выраженный пик весеннего жиротложения, регулируемого фотопериодической реакцией (Иовченко, 1988). При фотопериодических условиях, соответствующих естественным для 43° с. ш., он пришелся на вторую половину марта в природе. Приведенные данные свидетельствуют о том, что у седоголового щегла весной развивается готовность совершать перемещения. Ее реализация определяется, по-видимому, местом зимовки птицы по отношению к месту ее размножения. В случае зимовки особи на месте размножения эта готовность подавляется воздействием территориального фактора и не реализуется.

Весенний пролет может затягиваться до конца апреля начала мая. На Чокпакском перевале перемещения седоголовых щеглов заканчиваются во второй половине мая; последних щеглов здесь отмечали 10—23 мая, в среднем 13 мая (Гаврилов, Гисцов, 1985). По Угаму и Пскему Корелов (1956) видел стаи зимующих

щеглов в 20-х числах апреля, когда местные особи уже приступили к размножению. В ущелье Ала-Арча в 1980 г., когда исследования были начаты с 4 апреля, седоголовые щеглы (которые, по сообщению сотрудников метеостанции, здесь не зимовали) были уже обычны и сконцентрировались на двух огромных полянах, сплошь заросших чертополохом. Численность достигала 120—150 особей в каждой стае. Их рассредоточивание по территории началось в конце апреля.

2. РЕПРОДУКТИВНЫЙ ПЕРИОД

Численность седоголового щегла на гнездовании в районе исследований невысока, но достаточно стабильна. Ежегодно на контрольном участке гнездились около 10 пар. Распределение гнездовых участков по территории неравномерно и соответствует распределению высокоствольных арчевников. Местными особенностями древесной флоры определяется и набор деревьев, используемых для гнездования. По литературным данным и собственным наблюдениям в других местах седоголовый щегол может устраивать гнезда на самых разнообразных лиственных и хвойных деревьях. На контрольном же участке, где, кроме арчи, из деревьев встречается только рябина, 35 из 36 гнезд, найденных до 1985 г., были расположены на арче и лишь одно — на жимолости, голый ствол которой поднялся в центре многоствольной арчи и образовал на высоте 4.5 м зеленую крону диаметром 30—40 см, в которой и было устроено гнездо. В последние два года исследований седоголовый щегол стал охотно гнездиться на березах в подросших искусственных посадках в нижней части контрольного участка. Из 7 гнезд, найденных в эти годы, 4 были расположены на березах.

2.1. Сроки и продолжительность половой активности. Факторы, их определяющие

Сроки размножения седоголового щегла в горах сильно растянуты, что послужило основанием для предположения о наличии 2 или даже 3 кладок в сезон (Иванов, 1940; Ковшарь, 1966, 1979; Шукуров, 1986). В одном и том же месте в разные годы продолжительность репродуктивного периода неодинакова, вследствие чего было высказано предположение о том, что вторые кладки бывают лишь в годы с ранней весной и только в нижнем поясе гор (Сагитов, 1962). Высотные различия в сроках начала размножения могут достигать более полутора месяцев. Так, в районе Алма-Аты (600 м над ур. м.) кладка найдена в конце апреля (Шнитников, 1949). В Таласском Алатау (1800 м над ур. м.) начало кладок отмечено во второй декаде этого месяца (данные Губина—Ковшарь, 1979). В районе же оз. Искандер-Куль (2200 м над ур. м.) между 3 и 6 июня 1956 г. птицы только приступали к строительству гнезд

(Сагитов, 1962). Некоторые авторы предполагали, что седоголовые щеглы в начале сезона размножаются на более низких высотах, а после выращивания первого выводка поднимаются выше и предпринимают вторую попытку размножения (Osmaston 1926; Bates, Lowther, 1952). Все эти предположения основаны на наблюдениях без мечения птиц. В целом все они свидетельствуют не только о растянутости периода размножения, но и о значительной изменчивости его сроков.

Период откладки яиц у седоголового щегла в районе наших исследований ежегодно составлял около 60—70 суток — с середины — конца мая до конца июля. Крайние даты обнаружения первого яйца в гнездах отмечены 15 мая и 1 августа 1983 г. Эти сроки подтверждаются данными о развитии клоакальных выступов у самцов (табл. 1) и состоянии наседных пятен у самок (табл. 2)

Таблица
Сезонная динамика развития клоакального выступа у самцов седоголового щегла

Сроки отловов (месяцы и декады)		Возраст	Всего	Число особей с баллами клоакального выступа			
				I	II	III	IV
Май	II	Двух лет и старше	6	2	2	1	1
		Первогодки	1	1			
	III	Двух лет и старше	5		2	2	1
		Первогодки	4			1	3
Июнь	II	Двух лет и старше	7		1	1	1
		Первогодки	3			1	1
	III	Двух лет и старше	2			2	5
		Первогодки	1			1	1
Июль	II	Двух лет и старше	5			1	4
		Первогодки	6		1	2	3
	III	Двух лет и старше	1		1		
		Первогодки	10		4	3	3
Август	II	Двух лет и старше	4	1	2	1	
		Первогодки	4	1	1	1	
	III	Двух лет и старше	3	1	1		
		Первогодки	1	1			
	III	Двух лет и старше	4	2	2		
		Двух лет и старше и неопределенного возраста	6	4	2		

Период начала массовой откладки яиц приходился на третью декаду мая. Индивидуальные различия в сроках начала кладки в один год могут составлять около 3 недель: так, в 1983 г. наиболее ранняя кладка начата 15 мая, но некоторые самки впервые приступили к размножению только в первой декаде июня. Такая растянутость начала размножения на ограниченной территории частично может быть связана с более поздними сроками наступления половой активности у некоторых самок-первогодков: обе птицы, начав

Сезонная динамика встречаемости самок седоголового щегла с разными стадиями наседного пятна

Сроки отловов (месяцы и декады)	Возраст	Всего	Число самок с соответствующими стадиями наседного пятна					
			0	I	II	III	IV	V
Май	II	Первогодки	2	1	1			
	III	Двух лет и старше	4	1	1	1		1
		Первогодки	5	2	2		1	1
Июнь	I	Двух лет и старше	2			1	1	
		Первогодки	3		1	1		1
	II	Двух лет и старше	2				1	1
		Первогодки	1					1
	III	Двух лет и старше	2				1	1
Июль		Первогодки	3		1	1		1
	I	Двух лет и старше	3		1			2
	II	Двух лет и старше	2		1			1
	III	Двух лет и старше	6		1	3	2	
		Первогодки	2			1	1	
Август	I	Двух лет и старше	4			1	3	
		Первогодки	2		1		1	
	II	Двух лет и старше	2			1	1	
		Первогодки	2				2	
	III	Двух лет и старше	3				2	1
		Первогодки	3				2	1

шие свои кладки 4 и 8 июня, были первогодками. Следует, однако, отметить, что не все молодые самки приступают к размножению позже особей в возрасте 2 лет и старше. В том же году 25 мая отловлена старая самка, у которой формирование наседного пятна только начиналось, а 6 июня отловлена самка-первогодок с IV стадией наседного пятна, искавшая место для нового гнезда после разорения первого.

Растяннутость репродуктивного периода в значительной степени определяется большой разоряемостью гнезд. Седоголовому щеглу свойственна способность возобновлять кладки после утраты гнезда на любом его этапе. У большинства пар, за которыми велись регулярные наблюдения, размножение заканчивалось успешно только после второй или третьей попытки. В одном случае пара, начавшая первую кладку 4 июня, предпринимала не менее трех попыток к размножению, прежде чем начать последнюю кладку 22 июля. Другая самка, впервые отловленная 25 мая с IV стадией наседного пятна, 3 июня уже строила новое гнездо, которое было брошено недостроенным, а 8 июня в следующем гнезде уже отложено 1-е яйцо. Полная кладка состояла из 5 яиц, но 15 июня гнездо опять было разорено (сорокой). 16 июля найдено еще одно гнездо этой самки уже в паре с другим самцом. Кладка из 4 яиц в этом гнезде была начата 20 июля. Таким образом, период откладки яиц у этой самки составил, по крайней мере, около 2 месяцев. О значитель-

ной индивидуальной растянутости репродуктивного периода свидетельствуют и менее полные наблюдения за другими мечеными особями.

Из-за частой разоряемости гнезд нам не удалось получить документального подтверждения наличия двух кладок, однако способность в течение длительного периода восстанавливать кладки может свидетельствовать о потенциальной возможности второго выводка при успешном первом цикле размножения. Об этом же свидетельствуют и косвенные данные: мы дважды отмечали спаривание родителей у гнезд с 10—12-суточными птенцами (5 июля и 2 августа). Кроме того, около 3 гнезд с 8—12-суточными птенцами не были обнаружены самки, и птенцов в них выкармливали только самцы (12 и 30—31 июля и 11—16 августа). Это дает основание предполагать, что самки уже были связаны со вторым гнездом.

Известно, что среди основных факторов, определяющих сроки размножения, ведущее место принадлежит кормовой базе. Сведения о питании седоголового щегла очень скудны и обычно ограничиваются общими фразами о предпочтении семян чертополохов (*Carduus* spp.), репейников (*Arctium* spp.), бодяков (*Cirsium* spp.) и кузиний (*Cusinia* spp.). В то же время известно, что представители этих родов начинают плодоносить со второй половины июля и, следовательно, для выкармливания ранних выводков не могут использоваться. Отсюда возникает вопрос: какие корма обеспечивают возможность раннего начала размножения и его растянутость?

Есть указание, что седоголовые щеглы выкармливают птенцов преимущественно мелкими насекомыми (Бородихин, 1974). Нашими исследованиями, проводившимися преимущественно на гнездах с вылуплением после 20 июня, это мнение не подтвердилось. Однако для обыкновенного щегла известно, что состав диеты зависит от сезонных и локальных изменений в обилии насекомых (Newton, 1972), и животная пища может составлять 2—3% от общего рациона в период размножения (Newton, 1967; Glück, 1980), поэтому исключать такую возможность для седоголового щегла не следует. Только растительная пища, состоящая из незрелых семян различных сорных растений, обнаружена в пище водах птенцов седоголового щегла М. А. Батыровой и В. Х. Батыровым (1966) в Зарафшанской долине.

Наблюдения за питанием птенцов с первых часов жизни проведены в гнездах с вылуплением 23—25 и 25—27 июня, 15—16 и 20—22 июля и 11—12 августа. Во всех гнездах с первых часов птенцов кормили незрелыми семенами, причем целыми, неизмельченными и порой довольно крупными. В целом диета птенцов из июньских выводков довольно разнообразна и, кроме семян сложноцветных (*Taraxacum officinale*, *Ligularia thompsonii*, *Inula* spp. и еще 3—5 видов, семена которых не удалось определить), включает также семена растений из других семейств. В

частности бурачниковых, губоцветных и гераниевых. В одной порции корма могут присутствовать семена только одного растения, либо 5—6 видов. Растения семейства сложноцветных, безусловно, играют существенную роль и в выкармливании ранних выводков, но предпочтения каких-то определенных видов не выявлено.

Питание птенцов ранних выводков в значительной мере зависит от особенностей флоры конкретного места, и птицы быстро переключаются на наиболее доступные корма. Так, в последних числах июня — начале июля большинство пар с контрольного участка стали регулярно кормиться созревающими семенами *Asperugo procumbens*, сорного растения, не характерного для естественных биотопов Тянь-Шаня. На участках вдоль дороги, заросших этим растением, отмечена высокая численность седоголового щегла, явно превышающая таковую птиц, гнездящихся на окрестных территориях в радиусе 1.5 км, т. е. сюда прилетали кормиться особи, гнездившиеся на значительном удалении от этого места. В это время около 90% проб корма в пищеводах состояли почти исключительно из семян данного растения с небольшой примесью семян одуванчика, инул, лигулярий и гераней. Очевидно, седоголовый щегол в отношении выкармливания птенцов в первой половине репродуктивного периода очень лабилен, что и позволяет ему в зависимости от условий конкретного места и сезона начинать размножение в разные сроки: с апреля по первую декаду июня.

Следует отметить, что при выкармливании самых ранних выводков седоголовый щегол не имеет среди местных вьюрковых конкурентов в поедании семян. Обыкновенная и арчевая чечевицы, с которыми у него частично перекрывается диета, в это время еще не размножаются и питаются в основном сочными частями растений. В середине и конце лета в его рационе начинают преобладать растения, к питанию которыми он узко специализирован: семена различных сложноцветных, в том числе чертополохов, репейников и бодяков. Этими семенами остальные виды вьюрковых практически не питаются. Массовое их созревание приурочено в основном к концу репродуктивного периода и переходу большинства молодых птиц к самостоятельному питанию.

Влияние местных кормовых условий проявляется и в конце репродуктивного периода. Так, для населенных пунктов Чуйской долины чрезвычайно характерны поздние выводки (начало кладки — конец июля — первые числа августа), приуроченные к периоду массового созревания семян подсолнечника. Там птенцы в августе выкармливаются почти исключительно семенами этого культурного растения.

Эксперименты, проведенные с целью выяснения воздействия фотопериодических условий на развитие половой активности седоголового щегла, показали, что перевод птиц в зимнее время на длинный день приводит к развитию половой активности (Иов-

ченко, 1988). При фотопериоде, соответствующем опережающему естественный для 43° с. ш., максимальное развитие половой активности приходится на третью декаду мая — первую декаду июня. Учитывая значительную индивидуальную изменчивость в сроках наступления половой активности и корректировку ее другими факторами среды, эти сроки следует считать соответствующими таковым в природе. При выраженной индивидуальной изменчивости средний условный репродуктивный период в экспериментах без учета времени, необходимого для развития половой системы, оказался вполне сравнимым со средней продолжительностью периода откладки яиц в природе, который ежегодно составляет около 2 месяцев.

Влияние температуры на изменение сроков репродуктивного периода сказывается в основном опосредованно — через влияние на сроки вегетации кормовых растений. По-видимому, именно этим объясняются высотные различия в сроках начала размножения седоголового щегла. Сам по себе температурный фактор, по-видимому, не представляет серьезного препятствия для ранних сроков начала кладок у седоголового щегла. Эти птицы строят теплые гнезда и приступают к насиживанию с первого яйца, что позволяет им избежать воздействия заморозков на кладки и птенцов. Так, в 1983 г. в ночь на 1 июня отмечалось резкое похолодание, сопровождавшееся сильным снегопадом и образованием мощной корки на деревьях. Низкие среднесуточные температуры (-0.2° $+1.9^{\circ}$, минимальная температура -4.4°C) сохранялись в течение 1 и 2 июня. В двух гнездах, где кладки были начаты 30 и 31 мая, самки плотно сидели на 1—2 яйцах, причем у них не отмечалось прерывания в откладке яиц, как это бывает иногда у некоторых видов в связи с похолоданиями. Эти кладки успешно пережили похолодание. Можно предполагать, что именно низкие температуры при ранних сроках размножения со свойственными для гор возвратами холодов послужили основой для развития реакции насиживания после откладки первого яйца. Это позволяет значительно расширить репродуктивный период в сторону более ранних сроков его начала. В эти дни не было прервано также строительство двух других гнезд. Как только стаял снег, запорошивший закладки гнезд, и немного подсохло, птицы продолжили строительство.

2.2. Величина кладки и успешность размножения

Средняя величина кладки седоголового щегла в ущелье Алаш Арча ($n=28$) — 4.71 ± 0.09 яиц. Поражает удивительное постоянство размеров кладки в течение первых 1.5—2 месяцев: все кладки, начатые до середины июля ($n=19$), состояли из 5 яиц. Со второй половины июля в большинстве гнезд кладка уменьшалась до 4 яиц (8 из 9 кладок); средняя величина кладки в это время 4.11 ± 0.11 яиц. В 5 гнездах, найденных в августе с птенцами ($n=5$),

чало кладок по расчетам в I—II декаде июля), было по 5 птенцов и в 2 гнездах (начало кладок по расчетам в III декаде июля) — по 4 птенца. Каких-либо различий в величине кладки у самок в возрасте 2 лет и старше и первогодков не обнаружено: у 4 самок-первогодков две первые кладки, начатые 4 и 8 июня, и две повторные, начатые 30 июня и в первой декаде июля, содержали по 5 яиц. Еще у одной самки-первогодка кладка, начатая 22 июля, состояла из 4 яиц.

Сравнение наших данных с литературными позволило обнаружить достоверные различия в величине кладки в ущелье Ала-Арча и Таласском Алатау ($n=18$, $\text{lim}=3-5$; 4.05 ± 0.13 ; $t=4.2$; $p>0.05$) (Ковшарь, 1979), а также в Зеравшанской долине (во всех кладках $n=18$ по 4 яйца, $t=7.9$; $p>0.05$) (Сагитов, 1962). Не имея исходных данных этих выборок, трудно судить о причинах столь существенных различий.

Гибель гнезд седоголового щегла велика. Из 27 гнезд с кладками, находившихся под контролем, 7 (25.9%) были разорены до завершения кладки, 8 (29.5%) — с полными кладками и 4 (14.1%) — с птенцами в первые 2—3 дня после вылупления. Гнезда с птенцами в возрасте 4 суток и старше не разорялись; из 7 гнезд, найденных с птенцами в возрасте 7—11 суток, также ни одно не было разорено.

Процент неоплодотворенных яиц невелик: в 17 кладках, в которых удалось проследить развитие яиц ($n=79$) только в 4 было по одному неоплодотворенному яйцу (кладки начаты 31.05, 30.06, 22 и 27.07), что составило 5.1%. Гибель эмбрионов не отмечена. В двух гнездах один (самый младший) птенец исчез в первый или второй день после вылупления (3.8% от вылупившихся птенцов); в остальных случаях гибели отдельных птенцов не отмечалось. В результате разорения погибли 33.9% птенцов от числа вылупившихся. Покинули гнездо 35.1% птенцов от 94 отложенных яиц. Основная причина такого низкого успеха размножения — разорение гнезд врановыми. В какой-то мере этому способствует малая осторожность птиц у гнезд: в период строительства гнезда птицы ведут себя очень заметно; самец интенсивно поет не только во время строительства, но и когда самка откладывает яйца и насиживает; при этом птицы постоянно «переговариваются». Учитывая «сообразительность» врановых, для них не составляет труда найти гнездо по поющему самцу и «переговаривающейся» с ним самке. Многие гнезда, несмотря на маскировку сверху, бывают хорошо заметны снизу и сбоку, что также способствует их обнаружению врановыми, особенно сорокой, которая часто ищет гнезда непосредственно в кронах. Несколько реже других разоряются наименее заметные гнезда, устроенные в концевых частях густых веток арчи, а также на ветках арчи, оплетенных ломоносом. Наземные хищники, способные добраться до гнезд седоголового щегла (ласка и горностай), по-видимому, обнаруживают их только при низком расположении. Во всяком случае, в естествен-

ной обстановке мы не отмечали разорения гнезд этими хищниками, но дважды горноста́й загрыз птенцов, сидевших в бойке, подвешенном на арче на высоте около 3.5 и 4.5 м.

2.3. Инкубационный период

В литературе есть указание, что в насиживании кладки у седоголового щегла принимают участие оба пола (Батырова, Батыров, 1966). По нашим данным, как и у большинства других вьюрковых, кладку насиживает только самка. Самец регулярно кормит самку, иногда они улета́ют на кормежку вместе, но никогда самец не заменяет самку на гнезде. Интересно отметить, что самки во время насиживания накапливают значительные жировые резервы, соответствующие баллам больше «средне» и больше «мало». При этом значения массы особей, для которых эти показатели были известны вне периода насиживания, увеличивались на 2.0—3.2 г. Пока трудно сказать, имеет ли это явление какое-то адаптивное значение или является следствием особенностей питания и малой подвижности самок в это время.

Откладка яиц происходит ежедневно в утренние часы. Неоднократно самки, сидящие на гнезде, отмечались в день откладки первого яйца. Дважды отмечена ночевка самок на гнезде в первую ночь после начала кладки. К плотному насиживанию приступают после откладки 2-го или 3-го яйца.

Инкубационный период (от начала кладки до вылупления первого птенца) составил 13.5—15 суток. Процесс вылупления приурочен к утренним или вечерним часам и растянут на сутки (в гнездах с 3 птенцами) или 2—2.5 (в гнездах с 5 птенцами).

2.4. Постэмбриональное развитие и рост

Слуховые проходы у птенцов седоголового щегла приоткрываются в возрасте около 3 суток и в течение следующих суток открываются полностью. В этом же возрасте намечается приоткрывание глаз, в возрасте 4.5 суток появляются широкие щелки, а к 6 суткам глаза открываются полностью.

К моменту оставления гнезда дефинитивных размеров достигает только цевка (табл. 3). Птенцы рождаются со строго коническим, а не сильно суженным на конце клювом, каким он становится только у взрослых птиц. Клюв продолжает формироваться и расти еще долгое время после оставления гнезда и приобретает форму и размеры, близкие к дефинитивным, только в возрасте около 2 месяцев, но продолжает медленно дорастать еще какое-то время после этого.

Масса новорожденного птенца составляет около 7% от дефинитивной массы. В связи с растянутостью вылупления птенцов в одном гнезде к моменту вылупления младшего масса старшего может превышать массу новорожденного более чем в 2 раза.

Изменение массы тела, длины клюва и цевки у седоголового щегла в постэмбриогенезе

Возраст, сутки		Масса, г				Длина клюва, мм				Длина цевки, мм						
		lim		M±m	от угла рта		от ноздри		lim		M±m		lim		M±m	
Новорожден- ные	15	1.1—1.8	1.36±0.06	5.0—5.5	5.26±0.06	2.0—2.5	2.16±0.05	5.5—6.5	5.85±0.10							
1+	15	1.8—2.8	2.30±0.07	5.5—6.5	5.93±0.09	2.5—3.0	2.60±0.05	6.2—7.0	6.71±0.09							
2+	12	3.0—3.9	3.57±0.09	6.5—7.0	6.70±0.07	2.7—3.0	2.97±0.02	8.0—8.5	8.42±0.08							
3+	11	4.2—6.2	5.01±0.19	7.5—8.0	7.65±0.06	3.5—3.8	3.55±0.03	9.5—11.5	10.22±0.18							
4+	14	6.6—8.5	7.71±0.17	8.0—8.5	8.31±0.06	4.0—4.5	4.10±0.05	11.0—13.0	10.85±0.17							
5+	12	8.2—10.3	9.40±0.16	8.7—9.1	9.00±0.05	4.0—4.5	4.42±0.06	12.5—14.0	13.72±0.13							
6+	15	10.0—11.3	10.67±0.11	9.0—10.0	9.47±0.10	4.6—5.0	4.95±0.04	14.0—16.0	15.15±0.16							
7+	11	11.5—13.3	12.20±0.14	9.5—10.5	10.14±0.14	5.0—5.5	5.23±0.07	15.5—17.0	16.21±0.17							
8+	15	12.6—15.3	14.26±0.23	10.0—11.0	10.73±0.08	5.5—6.0	5.87±0.05	15.8—17.0	16.35±0.11							
9+	10	14.6—15.9	15.25±0.17	10.5—11.0	10.98±0.10	6.2—6.5	6.24±0.05	16.8—17.0	16.96±0.08							
10+	14	14.4—16.5	15.52±0.17	10.8—11.3	11.06±0.04	6.2—6.7	6.48±0.05	16.0—17.2	16.80±0.10							
11+	10	15.3—16.2	15.67±0.10	11.0—11.5	11.20±0.08	6.0—7.0	6.61±0.12	16.5—17.5	16.92±0.09							
12+	11	15.2—16.5	15.93±0.13	11.3—11.5	11.46±0.08	6.0—7.0	6.68±0.12	16.5—17.5	16.98±0.06							
13+	3	15.7—16.5	16.20±0.25	11.5—11.7	11.63±0.06	7.0	7.0	17.0	17.0							
15+	4	15.1—16.4	15.93±0.29	12.0	12.0	7.5	7.5	17.0—17.5	17.12±0.12							
17—18	7	16.1—17.6	16.71±0.25	12.5—13.0	12.86±0.09	7.5—8.0	7.86±0.09	17.0—17.5	17.07±0.07							
20—22	7	16.1—17.2	16.51±0.15	12.5—13.5	13.07±0.13	8.0—9.0	8.50±0.10	17.0—17.5	17.07±0.07							
28—32	22	16.3—19.7	17.87±0.31	12.5—15.5	13.87±0.17	8.5—11.0	10.20±0.15	17.0—17.5	17.03±0.02							
42—45	15	15.7—19.2	17.73±0.28	13.5—15.5	14.34±0.16	10.0—11.5	10.75±0.12	17.0—17.5	17.03±0.03							
62—67	15	17.3—20.7	18.56±0.37	14.5—16.0	15.15±0.14	10.5—12.5	10.75±0.22	17.0—17.5	17.03±0.03							
Взрослые	67	16.3—20.2	17.79±0.11	14.0—17.5	15.85±0.10	10.0—14.0	11.56±0.07	17.0—17.5	17.03±0.01							

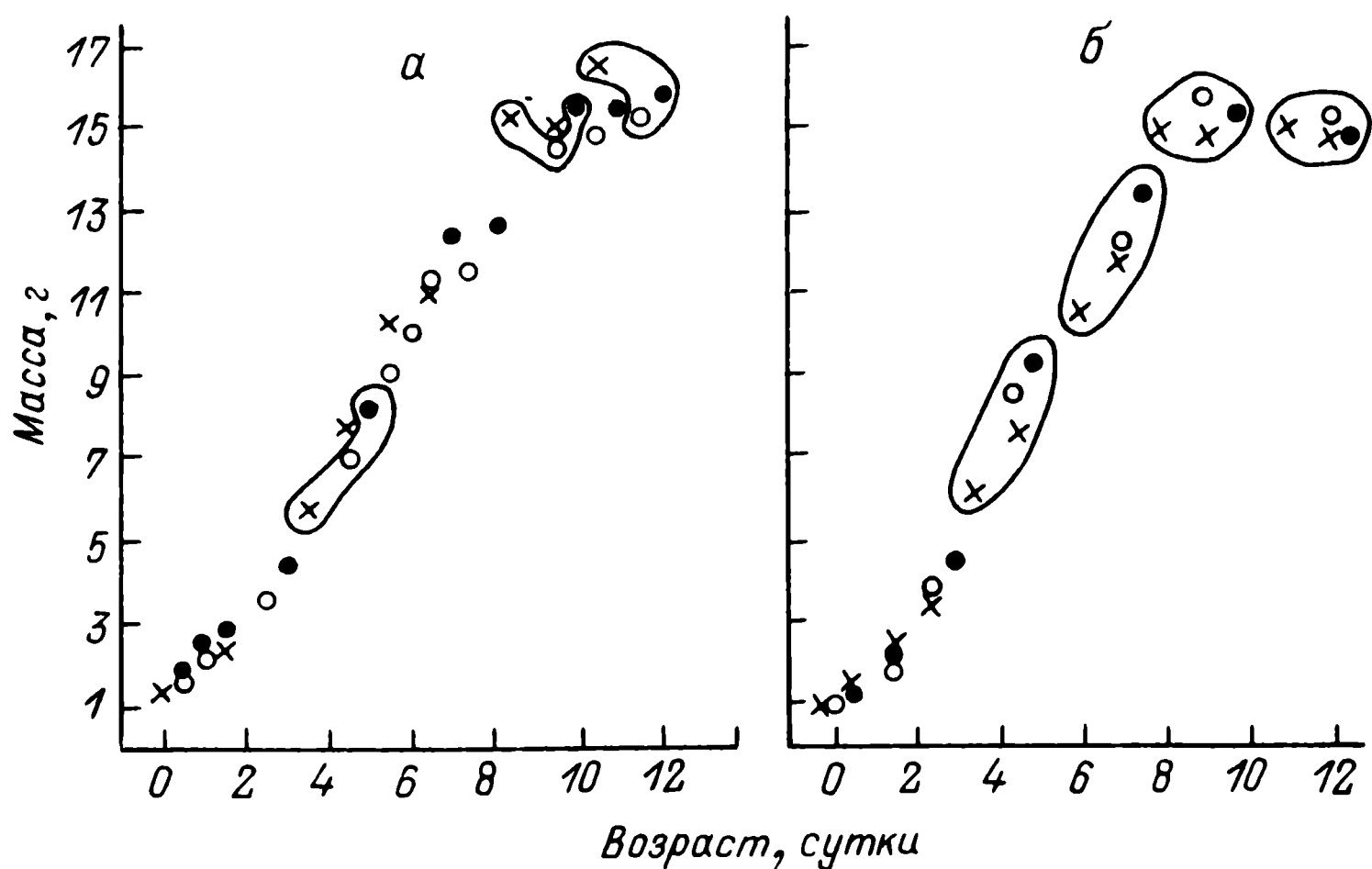


Рис. 2. Динамика массы птенцов седоголового щегла в гнездовой период в гнезда с 3 (а) и 4 (б) птенцами

Таблица 4

Масса 11—13-суточных птенцов седоголового щегла в гнездах с 5 птенцами

Дата	Масса, г				
	1	2	3	4	5
8.07	15.9	16.0	15.7	15.5	14.4
2.08	16.5	16.2	16.1	15.8	14.8
11.08	15.7	15.7	15.4	15.2	14.6

В первые дни жизни темпы роста младших птенцов не отличаются от темпов роста старших в таком же возрасте, но уже с 5—7-суточного возраста младшие птенцы начинают набирать массу опережающими темпами (рис. 2). Благодаря этому, а также стабилизации или даже незначительному снижению массы старших птенцов после 11 суток, к моменту оставления гнезда масса птенцов в одном гнезде выравнивается. По-видимому, это имеет важное значение для одновременного оставления гнезда всеми птенцами и хорошо выражено в гнездах с 3 и 4 птенцами (см. рис. 2) и в меньшей степени — в гнездах с 5 птенцами (табл. 4). В гнездах с 5 птенцами масса самого младшего, который на 2 суток младше старших, к моменту оставления гнезда не достигает массы старших птенцов, но всегда выше средних показателей массы старших птенцов в таком же возрасте.

В период пребывания в гнезде у птенцов седоголового щегла накапливаются значительные жировые резервы. В возрасте 4 суток жировые резервы достигают балла «мало», 5—7 суток — «средне»

а после 7 суток — обычно «много». К моменту оставления гнезда птенцы имеют жировые резервы на уровне «средне» и «много» и достигают массы около 90% от средней массы взрослых особей, лишенных жировых резервов (см. табл. 3) и даже 100% ее нижнего предела. У птенцов, взятых из гнезд с родителями, в неволе снижения массы в возрасте 15 суток не отмечалось, хотя жировые резервы могли несколько уменьшаться. В дальнейшем масса продолжала увеличиваться с небольшой приостановкой перед началом формирования основной части дополнительного оперения в возрасте 17—23 суток. Ко времени окончания роста полетных перьев и дополнительного оперения в возрасте 28—32 суток масса молодых птиц достигала дефинитивных показателей, после чего ее изменения зависели от физиологических изменений, связанных с процессом постювенальной линьки.

Реакция затаивания появляется в возрасте 7—8 суток и остается ярко выраженной, по крайней мере до 11-суточного возраста. Птенцы сидят в гнезде настолько плотно, что вытащить их оттуда довольно сложно; взятые в руки, они тесно прижимаются к ладони и затаиваются, очень цепко при этом держась лапками за пальцы.

По литературным данным, птенцы седоголового щегла покидают гнездо на 11—12 (Батырова, Батыров, 1966) и 12 день (Сагитов, 1962). Действительно, когда старшим птенцам исполняется 12—12.5 суток, при беспокойстве они выскакивают из гнезда, но в 5 гнездах, где мы специально не описывали птенцов после 11-суточного возраста, чтобы не провоцировать их на преждевременный вылет, птенцы вылетели в день, когда старшим исполнилось 14—15 суток. В одном гнезде в возрасте 12 суток после описания птенцы не делали даже попыток оставить гнездо, в то время как в двух других старшие птенцы, посаженные в гнездо, тут же из него выскочили. Следует отметить, что в этом возрасте птенцы часто выбираются из гнезда, лазают по ближайшим веткам, отдыхают на них, принимают солнечные ванны, чистят оперение и вновь возвращаются в гнездо. Таким образом, естественный вылет из гнезда, как правило, происходит в то время, когда старшим птенцам исполняется 14—15 суток, а младшему — больше 12 суток.

В возрасте 15—17 суток птенцы в неволе делают попытки кормиться самостоятельно. Молодые птицы, достигшие 22—24-суточного возраста, прекрасно справляются не только с раздавленными семенами подсолнечника, но уже владеют приемами добывания семян из предложенных им корзинок сложноцветных. В условиях неволи к самостоятельному питанию молодые птицы переходили в возрасте 24—25 суток. Они еще продолжали выпрашивать корм, но взрослые птицы на это уже не реагировали. В то же время в природе приходилось неоднократно видеть, как взрослые птицы докармливали даже 28—32-суточных молодых.

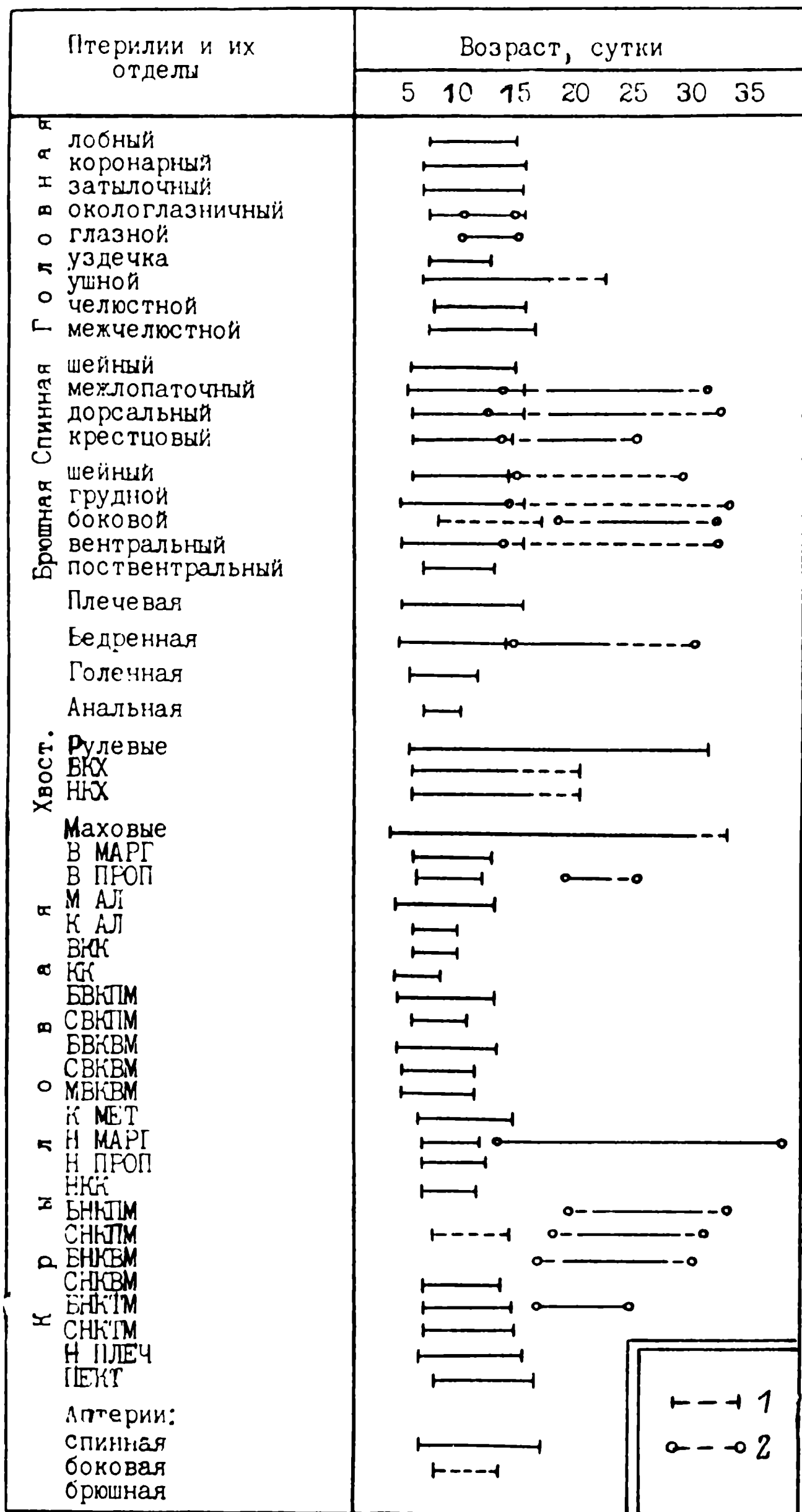


Рис. 3. Схема формирования оперения седоголового щегла:

1 первый этап формирования оперения, 2 второй этап, сплошная линия — большинство, пунктир — у части особей

2.5. Формирование оперения

Формирование оперения происходит в 3 этапа. Зачатки развивающегося оперения становятся заметными в виде точек под кожей на птерилиях уже на вторые сутки. Первыми над кожей появляются пеньки маховых в возрасте около 3 суток (рис. 3). Почти одновременно с ними появляются пеньки их больших верхних кроющих и маховых алулы. Основная масса пеньков на остальных участках оперения появляется в возрасте 4—6 суток. В 7-суточном возрасте пеньки присутствуют на всех участках оперения, формирующихся на первом этапе. На этом этапе появляются маховые, рулевые, основная масса оперения туловища, кроющие хвоста, верхние кроющие крыла и часть нижних кроющих крыла (3—4 дистальных пера *Н МАРГ*, *Н ПРОП*, *НКК*, 2—4 дистальных *СНКПМ*, все *СНКВМ* и *СНКТМ*, одно из двух *БНКТМ*, *Н ПЛЕЧ* и *ПЕКТ*). Следует отметить, что пеньки под кожей на всем дорсальном отделе закладываются в первые дни жизни, но нормальное ювенальное оперение развивается только из зачатков в центре этого отдела (примерно 2/3), в то время как по периферии формируются рудиментарные перышки с волосовидными, очень редкими бородками длиной около 1.5—2 мм. На аптериях пуховидные перья в это время отрастают в надбедренной области спинной аптерии (половина или все перья); у подавляющего большинства особей разное количество перьев отрастает также в плечевой области этой аптерии. Значительно реже у некоторых птиц формируются перья в шейной области спинной аптерии и на боковой аптерии. Брюшная аптерия на этом этапе у всех особей остается голой.

Второй этап формирования оперения начинается в возрасте 11—14 суток и характеризуется появлением латеральных рядов на межлопаточном, дорсальном и крестцовом отделах спинной птерилии. Кроме того, у части птиц формируются по одному ряду дистально и проксимально на шейном и грудном отделах брюшной птерилии и реже проксимально и каудально на вентральном ее отделе. У большинства птиц на этом этапе отрастает часть или все перья бокового отдела брюшной птерилии. У подавляющего большинства особей формируется дистальный ряд бедренной птерилии, но в единичных случаях его отрастание может проходить на первом этапе, одновременно со всеми перьями этой птерилии. На плечевой птерилии формируются 3 пера в каудальной части, прикрывающие метапатагиальную складку. С верхней стороны крыла дополнительные участки формируются лишь в проксимальной части *В ПРОП*. Большая часть нижних кроющих крыла формируется именно на этом этапе.

Перья, формирующиеся на первом этапе, к моменту появления основной массы вновь закладывающегося оперения отрастают полностью или на 3/4. Дорастание всех участков второй партии оперения продолжается до 30—33-суточного возраста, и окончание

его роста обычно совпадает с полным отрастанием маховых и рулевых. Только нижние маргинальные и отдельные перья других участков могут заканчивать рост к 38-суточному возрасту. В таком наряде молодые особи остаются до начала линьки.

Третий этап формирования оперения не зависит от возраста и всегда сопряжен с постювенальной линькой (см. рис. 4); он может опережать ее на 1—2 суток, либо несколько отставать от начала линьки, но никогда не начинается независимо от нее. На этом этапе, кроме зарастания аптерий, происходит формирование еще одного дополнительного ряда по периферии дорсального отдела спинной птерилии, удлиненных перьев в верхней наружной части голени, нескольких перьев в дистальной трети *Н МАРГ* и у части особей нескольких или всех перьев бокового отдела брюшной птерилии.

3. ПОСТЮВЕНАЛЬНАЯ ЛИНЬКА

3.1. Сроки и продолжительность

Постювенальная линька седоголового щегла в районе наших исследований начинается в конце июля и заканчивается в середине ноября. Первая особь, только что начавшая линьку, отловлена 28 июля. Среди 15 птиц, отловленных в последних числах июля, только 2 начали замену оперения в возрасте 28 и 32 суток. Основная масса молодых птиц приступает к линьке, по-видимому, в середине августа. Последняя птица на I стадии отловлена 10 сентября в возрасте 30—32 суток. Первый молодой щегол, заканчивающий линьку, отловлен 20 сентября, последний — 14 ноября. Таким образом, период постювенальной линьки охватывает около 110 суток.

3.2. Последовательность смены оперения. Полнота линьки

Отличительной особенностью первых двух стадий линьки является их значительная растянутость во времени, небольшой объем заменяющегося оперения и значительная изменчивость взаимоотношений линьки отдельных участков. Как правило, линька начинается со смены перьев в центре *В ПРОП* (рис. 4) и часто *НКК*, дистальных *СНКПМ*, центрального ряда плечевой птерилии, очень небольшого количества перьев в центре грудного отдела брюшной птерилии и дорсального отдела спинной птерилии. У некоторых птиц на этой же стадии начинается смена оперения и на других участках. Характерной особенностью этой стадии является ее сопряженность с началом третьего этапа формирования оперения. Следует отметить, что у некоторых птиц из ранних выводков линька может начинаться необычно рано, в возрасте 28—32 суток, когда еще идет дорастание участков оперения, формирующихся на втором этапе. В таких случаях линька затрагивает только *В ПРОП* и часть или все *НКК*, иногда также очень незначи-

Птерилии и их отделы		Стадии линьки				
		I	II	III	IV	V
Головная	лобный					---
	коронарный					---
	затылочный					---
	окологлазничный					---
	глазной					---
	уздечка					---
	ушной	---				---
	челюстной					---
Спинная	межчелюстной		---			---
	шейный					---
	межлопаточный	---				---
	дорсальный	---				---
Брюшная	крестцовый	---				---
	шейный	---				---
	грудной	---				---
	боковой	---				---
Плечевая	вентральный	---				---
	поствентральный	---				---
Бедренная		---				---
		---				---
Голенная		---				---
		---				---
Анальная		---				---
		---				---
Хвост.	Рулевые I					---
	ВКХ					---
	НКХ					---
	ТМ 18					---
Хвост.	19					---
	В МАРГ					---
	В ПРОП					---
	К АЛ					---
Хвост.	ВКК					---
	КК					---
	БВКВМ					---
	СВКВМ					---
Хвост.	МВКВМ					---
	К МЕТ					---
	Н МАРГ	---				---
	Н ПРОП	---				---
Хвост.	НКК	---				---
	БНКПМ	---				---
	СНКПМ	---				---
	БНКВМ	---				---
Хвост.	СНКВМ	---				---
	СНКТМ	---				---
	Н ПЛЕЧ	---				---
	ПЕКТ	---				---
Хвост.	Аптерии:					---
	спинная	---				---
	боковая	---				---
	брюшная	---				---
Хвост.	Эпидермис	---				---
		---				---
		---				---
		---				---

○---○ 1
 ●---● 2
 --- 3

Рис. 4. Схема постювенальной линьки седоголового щегла:
 1 — второй этап формирования оперения, 2 — третий этап формирования оперения, 3 — линька.
 Сплошная линия — у большинства птиц, пунктир — у части особей

ное количество перьев на грудном отделе брюшной птерилии и на плечевой птерилии, и после этого на некоторое время прерывается. Дополнительные участки и пуховидные перья на аптериях при этом не формируются. После прерывания, обычно в возрасте 42-45 суток, линька возобновляется без изменения ее последовательности.

II стадия линьки начинается со смены *Н ПРОП*, *СНКВМ*, *Н ПЛЕЧ*, *ПЕКТ*, части перьев на голенной птерилии. За счет совмещения первых двух стадий осуществляется сокращение продолжительности линьки у птиц из поздних выводков. При этом линька *В ПРОП*, *СНКПМ*, *Н ПЛЕЧ*, *ПЕКТ*, *Н ПРОП* и других участков может начинаться одновременно. Иногда происходит совмещение этих двух стадий со следующей.

III стадия характеризуется выпадением и отрастанием *БВКВМ*. У птиц из поздних выводков с незначительной полнотой линьки этого участка их замену может опережать линька *МВКВМ*. Из других кроющих крыла следует отметить также линьку 17 *СНКТМ*. Начинается замена перьев на лобном отделе головной птерилии, *ВКХ* и других участках.

При увеличении продвинутости линьки скоррелированность смены оперения увеличивается. На IV стадии начинается линька окологлазничного отдела головной птерилии, *СВКВМ*, 20-го *БВКВМ*, 18 и 19 *СНКТМ*, *В МАРГ*, *К МЕТ*, анальной птерилии, вентрального отдела брюшной птерилии, а также 18 *М* у заменяющих его особей. Появляются первые полностью отросшие новые перья на брюшной, плечевой и спинной птерилиях; заканчивается линька голенной птерилии, а у большинства особей также *ВКХ* и *НКХ*. По интенсивности вступления в линьку и объему одновременно растущего оперения IV стадия занимает ведущее положение.

На V стадии долинивают в основном наиболее крупные птерилии; новые участки в линьку уже не вступают, за исключением рулевых и 19 *М* в случае наличия их смены вообще.

Анализ приведенных материалов показывает, что постювенальная линька охватывает все оперение, формирующееся в первые дни жизни, за исключением *СВКПМ* и части *БВКВМ*. У всех птиц не линяют участки оперения, начало формирования которых сопряжено с началом линьки, а также большая часть перьев, формирующихся на втором этапе. Линька проксимальных *Н МАРГ* (внутренний ряд) отмечена лишь у одной птицы с максимальной полнотой линьки, у которой заменились также 18 и 19 *М*, *КК* и 1 *Р*. Из кроющих крыла наиболее изменчива полнота линьки *БВКВМ*. В большинстве случаев заменялись все или оставались непорезанными 11, 11 и 12 или 11—13 *БВКВМ*. У птиц из очень поздних выводков, отловленных во время смены этих перьев, менялись лишь 19 и 17—19 *БВКВМ*. У последней линявшей молодой особи из позднего выводка, отловленной 14 ноября, не заменялись лишь

11—14 *БВКВМ*; все остальное оперение перелиняло с обычной полнотой.

Таким образом, различия между минимальной и максимальной полнотой линьки оказались незначительными: при максимальной полноте к средней добавляются лишь 1—2 третьестепенных маховых, *КК* и *1Р*, при минимальной полноте не заменяется часть *БВКВМ*. По-видимому, сокращение полноты линьки у особей из самых поздних выводков ограничивается лишь сокращением числа перелинявших *БВКВМ*.

3.3. Линька птиц из ранних и поздних выводков

Для уточнения возраста начала линьки и особенностей ее протекания у птиц с разными датами вылупления 15 молодых щеглов содержались в неволе. Первую группу составили 3 особи, вылупившиеся 25—27 июня и с 10—12-суточного возраста содержащиеся в неволе вместе с родителями, и 8 молодых птиц, отловленных 27—30 июля в г. Кара-Балта в возрасте 28—30 суток. Таким образом, в эту группу вошли птицы, родившиеся в последних числах июня. II группу составили 4 особи, вылупившиеся 20—22 июля и также с 10—12-суточного возраста взятые из гнезда вместе с родителями. Все птицы жили при естественных фотопериодических условиях района исследований.

В I группе у одной особи линька началась 28 июля в возрасте 32 суток после окончания формирования оперения, но затронула только часть *В ПРОП*, после чего прекратилась и возобновилась в возрасте 42 суток. У другой особи, начавшей линьку к моменту отлова (также в возрасте около 30 суток), после смены *В ПРОП* и части *ВКК* и *НКК* линька приостановилась и возобновилась в возрасте около 50 суток. Линька остальных птиц этой группы началась очень дружно 6—12 августа в возрасте 42—45 суток. Формирование дополнительных участков оперения и зарастание аптерий началось либо за 1—2 дня до начала линьки, либо в течение первых 2—3 дней после ее начала. Продолжительность линьки равнялась 47—50 суткам. У двух птиц, у которых наблюдалась приостановка линьки, ее продолжительность вместе с приостановкой составила 60 суток. Полнота линьки была одинаковой у всех особей и соответствовала описанной типичной полноте линьки в природе с заменой 18 *М* и всех *БВКВМ*.

Линька птиц во II группе началась 24—26 августа в возрасте 33—37 суток. Формирование дополнительных участков и зарастание аптерий также были сопряжены с началом линьки. Линька проходила без приостановки на начальных стадиях и продолжалась около 50—55 суток. У особей из этого вывода не линяли третьестепенные маховые и не заменились 11—12-е (у 3 особей) или 11—13-е (у 1 особи) *БВКВМ*.

Таким образом, при разнице в сроках вылупления около месяца птицы из позднего выводка начали линьку в более молодом

возрасте и не имели приостановки процесса. Это дает основание предполагать, что у седоголового щегла, как и у других вьюрковых постювенальная линька находится под контролем фотопериода. При этом основное влияние фотопериода сводится к изменению возраста начала линьки и опосредованно — к изменению ее продолжительности. По данным отловов птицы из наиболее поздних выводков родившиеся после 10 августа, могут начинать линьку в возрасте 27—28 суток, когда рулевые и часть маховых еще не достигли полной длины и продолжается дорастание перьев, формирующихся на втором этапе.

4. ПОСЛЕБРАЧНАЯ ЛИНЬКА

4.1. Сроки и продолжительность

Первая линяющая взрослая птица (самка в возрасте около года) на II стадии линьки отловлена 24 июня. Это единственная линяющая птица из 35 особей (22 самца и 13 самок), отловленных в период с 10 июня по 20 июля. Следующие отловы линяющих птиц приходятся на третью декаду июля (рис. 5). Подавляюще

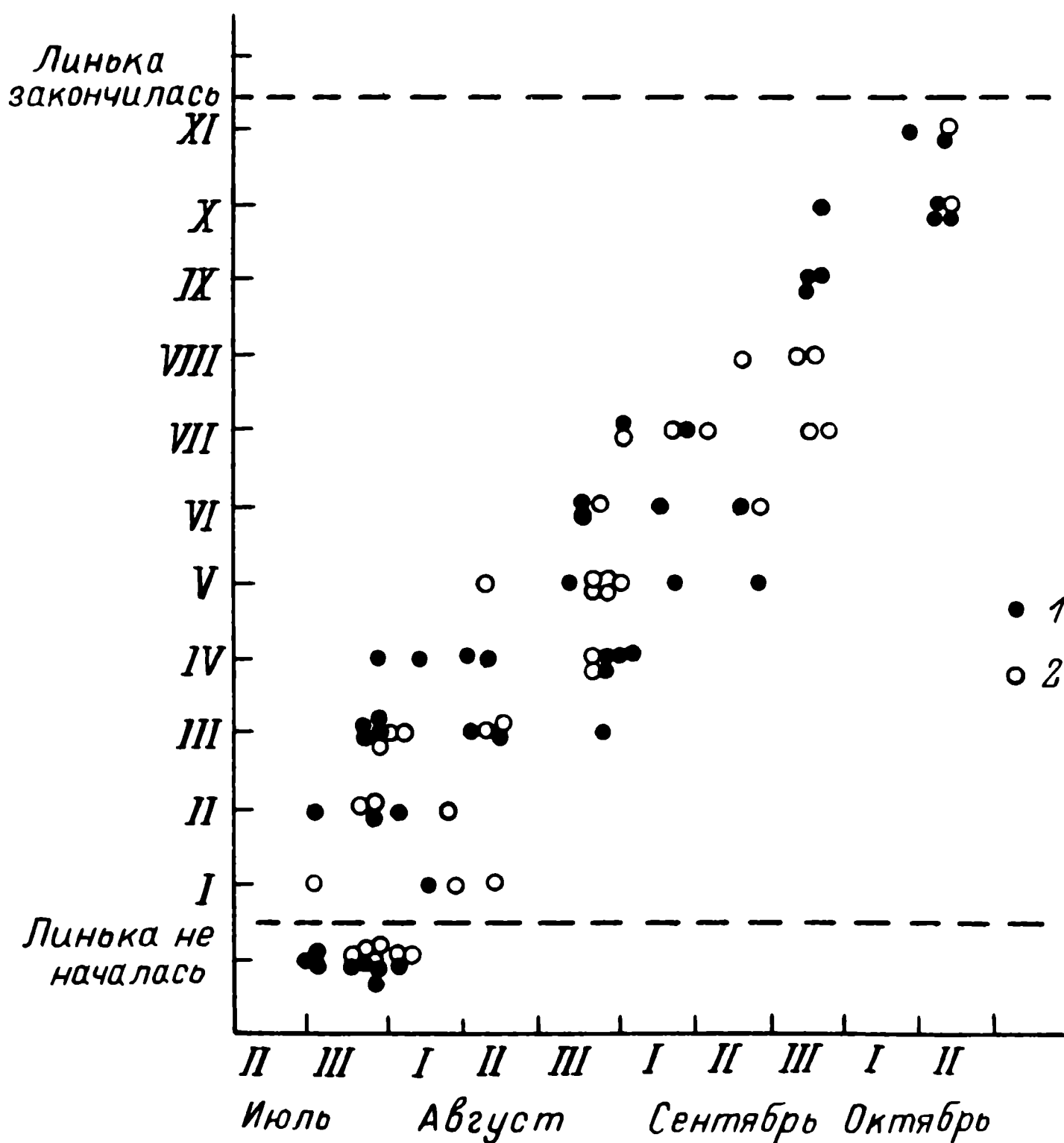


Рис. 5. Сроки и продолжительность послебрачной линьки седоголового щегла

1 — самцы, 2 — самки

большинство птиц приступает к послебрачной линьке в первой половине августа. Наиболее поздняя дата начала линьки по расчетам приходилась на 22—23 августа. Первые птицы, заканчивающие линьку, отмечены в конце сентября — начале октября. Судя по состоянию оперения птиц, отловленных в середине октября, линька у них должна была закончиться к 20—25 октября. 4 особи, отловленные 14 ноября, были перелинявшими. Таким образом, продолжительность периода массовой линьки составляет около 100 суток — с середины июля до конца октября.

4.2. Последовательность смены оперения

Послебрачная линька начинается с выпадением 10 *М*. На I стадии кроме него отрастает только его *БВКПМ* (рис. 6). В течение II стадии может отмечаться начало линьки незначительного числа перьев плечевой и грудного отдела брюшной птерилий. На III стадии у всех птиц начинается линька дорсального отдела спинной птерилии. У птиц, приступающих к смене оперения поздно, могут линять *БВКВМ*, *КК* и *В ПРОП*.

Следующая IV стадия характеризуется выпадением 18-го и реже 11-го маховых. У всех птиц линяют *В ПРОП* и *БВКВМ*, *НКК* и *ВКК*, полностью заменяются пуховидные перья в плечевой области спинной аптерии.

Для V стадии характерна значительная активизация замены оперения туловища, кроющих крыла и хвоста, а также линька до 4 пар рулевых. Отличительной особенностью линьки рулевых является последовательность их замены: первыми выпадают 2-я или 3-я пары, затем центральная пара и далее в обычной последовательности. Следует отметить, что подобная последовательность смены рулевых характерна и для обыкновенного щегла (Middleton, 1969, Смирнов, 1990). Во время V стадии у самок начинают зарастать наседные пятна.

На VI стадии выпадают 12 и 17 *М*, 5 и 6 *Р*; начинается линька всех отделов головной птерилии; на крыле линяют *В МАРГ*, 20 *БВКВМ*, *СВКВМ*, *МВКВМ*, *Н МАРГ*, *СНКПМ*, *СНКВМ* и *М АЛ*; перелинивают обычно анальная и голенная птерилии; у самок идет интенсивное зарастание наседного пятна.

Во время VII стадии начинают линять 13 *М*, *К МЕТ*, *СНКТМ*, *Н ПЛЕЧ* и *ПЕКТ*. Продолжается интенсивная линька на всех птерилиях. Перелинивает надбедренная область спинной аптерии, зарастает наседное пятно у самок и брюшная аптерия у самцов. У большинства птиц заканчивается рост первых четырех пар рулевых.

В течение VIII стадии выпадают только *БНКПМ* и перья на боковом отделе брюшной птерилии. Продолжают линять большинство птерилий.

IX стадия начинается с выпадения 1 или 11 *М* и заканчивается

Птерилии и их отделы		Стадии линьки										
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
Головная	лобный				---			---	---			
	коронарный									---		
	затылочный										---	
	окологлазничный											
	глазной						---					
	уздечка								---			
	ушной											---
	челюстной					---						
	межчелюстной					---						
Шейная	шейный									---		
	межлопаточный										---	
Спинальная	дорсальный											---
	крестцовый											---
Брюшная	шейный											---
	грудной											---
	боковой											---
	вентральный											---
	поствентральный											---
Плечевая												
	Бедренная											
Голенная												
	Анальная											
Хвостовая	1											
	2											
	3											
	4											
	5											
	6											
	ВХ											
	НХ											
	1											
	2											
	3											
	4											
	5											
	6											
	7											
	8											
	9											
	10											
	11											
	12											
	13											
	14											
	15											
	16											
	17											
	18											
	19											
	В МАГ											
	В ПРОП											
	М АЛ											
	К АЛ											
	ВХ											
	КХ											
	ВХТМ											
	СВХТМ											
	ВХТМ											
	СВХТМ											
	МВХТМ											
	К МЕТ											
	Н МАГ											
	Н ПРОП											
	НХ											
	ВХТМ											
	СВХТМ											
	ВХТМ											
	СВХТМ											
	Н ПЛЕЧ											
	ПЕРТ											
	Аптерия;											
	спинная											
	боковая											
	брюшная											
	Эпидермис											

Рис. 6. Схема послебрачной линьки седоголового щегла

Сплошная линия — у большинства птиц, пунктир — у части особей, звездочки — зарастание на пятна у самок

Номер	Пол, возраст	Дата	Стадия цикла размножения	Стадия наследного пятна	Состояние маховых							
					10	9	8	7	6	5	4	3
1	♀ ad ₁	24.06	23.06 — начало строительства гнезда после разорения предыдущего. Начало кладки — 30.06	IV	9/10	тр	ст	ст	ст	ст	ст	ст
2	♂ ad ₂	30.07	Птенцы в возрасте 14—15 суток				ст	ст	ст	ст	ст	ст
3	♀ ad _{≥2}	21.07	Насиживание	III	0	ст	ст	ст	ст	ст	ст	ст
4	♂ ad _{≥2}	2.08	Насиживание, начало кладки — 20.07		0	ст	ст	ст	ст	ст	ст	ст
5	♂ ad _{≥2}	2.08	Птенцы в возрасте 11—13 суток		н	4/5	ст	ст	ст	ст	ст	ст
6	♀ ad ₁	»	»	IV	н	ч	1/2	ст	ст	ст	ст	ст
7	♂ ad _{≥2}	11.08	Птенцы в возрасте 11—13 суток		н	н	н	1/3	ст	ст	ст	ст
8	♀ ad _{≥2}	30.07	Птенцы, только что покинувшие гнездо	IV	2/3	тр	ст	ст	ст	ст	ст	ст
9	♀ ad	31.07	(птенцы)	III—IV		тр	ст	ст	ст	ст	ст	ст
10	♀ ad	30.07	Слетки	IV		ч	тр	ст	ст	ст	тр	ст
11	♂ ad _{≥2}	»				ч	тр	ст	ст	ст	ст	ст
12	♀ ad _{≥2}	1.08	Слетки	IV		5/6	0	ст	ст	ст	ст	ст
13	♀ ad	9.08	(птенцы)	III—IV		тр	ст	ст	ст	ст	ст	ст
14	♂ ad	28.07	Слетки в возрасте около 18 суток			ч	тр	ст	ст	ст	ст	ст
15	♂ ad _{≥2}	31.07	Слетки		н	н	3/4	ст	ст	ст	ст	ст
16	♀ ad ₁	14.08	Птенцы	III—IV	н	н	ч	ч	0	4/5		
17	♀ ad ₁	27.08	Слетки, только что покинувшие гнездо	IV	н	н	ч	2/3	ст	1/2		
18	♂ ad _{≥2}	»	»		н	н	ч	тр	ст	ст	ст	ст
19	♂ ad _{≥2}	31.08	Молодые, уже начавшие постювенальную линьку		2/3	1/3	тр	ст	ст	ст	ст	ст
20	♀ ad	1.09	Слетки	IV					к			

Примечание. №№ 1—7 — отловы у гнезд; №№ 9 и 13 — стадия цикла размножения определена по состоянию наследного пятна самок (даже если гнезда у них разорены, продвинутость линьки свидетельствует о том, что она началась во время размножения); №№ 14—16 — факты, отмеченные в г. Кара-Балта. Состояние маховых: 0 — выпавшее перо; тр — трубочка; к — кисточка; дробь показывает, насколько соответствующее маховое достигло нормальной длины; ч — в основании махового сохранился чехол; н — новое перо. Фигурной скобкой объединены члены одной пары.

в то время, когда 1 М достигает полной длины. Выпадает 14 М и завершается рост нового оперения на многих участках.

X стадия, в течение которой заканчивается отрастание 2 М, характеризуется выпадением двух последних второстепенных маховых (15 и 16) и линькой БНКВМ и БНКТМ.

У большинства щеглов линька заканчивается на этой стадии, однако у некоторых особей после полного отрастания 2 М еще продолжается рост 16-го и иногда 15 М, поэтому целесообразно выделить еще одной, XI стадии, в течение которой, кроме указанных маховых, дорастает незначительная часть мелкого оперения.

Линька эпидермиса может начинаться на V стадии, а интенсивно проходит в течение VI—IX стадий и полностью заканчивается к середине X стадии.

Отличительной особенностью послебрачной линьки седоголового щегла является раннее начало линьки оперения туловища, а также кроющих крыла и хвоста. Максимальная интенсивность смены оперения приходится на VI—VIII и отчасти IX стадии; во время X—XI стадий объем линяющего оперения очень незначителен. Седоголовые щеглы, приступающие к линьке позже в сезоне, линяют более интенсивно, чем особи, начавшие линьку в числе передовых.

4.3. Совмещение размножения и послебрачной линьки

Совмещение размножения и послебрачной линьки отмечено в 20 случаях (табл. 5). Это явление может иметь место у обоих полов и у птиц разного возраста. Только у одной самки (№ 1) линька началась, по-видимому, в период насиживания или выкармливания птенцов первого цикла размножения и повторный цикл размножения был начат, когда линька продвинулась до II стадии. В кладке, начатой ею 30 июня, было 5 яиц (одно неоплодотворенное). Птенцы вылупились 15—16 июля. Самка участвовала в выкармливании птенцов, по крайней мере до 26 июля. 30 июля, несмотря на целенаправленные усилия, самку у гнезда не удалось обнаружить. У самца, отловленного у гнезда, линька после II стадии оказалась полностью приостановленной. В этом случае следует отметить и очень ранние сроки начала линьки, что, возможно, связано с возрастом самки.

Во всех остальных случаях совмещение размножения и линьки происходило на более продвинутых этапах размножения и главным образом при его поздних сроках. Из 11 птиц, отловленных у гнезд с 21 июля по 11 августа, линька началась у 6. Кроме того, 2 самки (№ 9 и № 13), имевшие недавно вылупившихся птенцов, начали линьку, по-видимому, во время насиживания. В то же время 2 самки, отловленные 29 июля, явно продолжавшие размножение (одна с яйцом в яйцеводе, другая с III стадией наседничества), еще не начали линьку. Не линял также самец, отловленный 27 июля с выводком из 4 молодых в возрасте примерно 18 су-

ток. По-видимому, у некоторых особей участие в размножении все же задерживает линьку. Об этом свидетельствует и тот факт, что самец № 19, отловленный с выводком из 3 молодых, уже начавших постювенальную линьку, начал линять 22—23 августа. Очевидно, совмещение размножения и линьки на стадии докармливания молодых достаточно широко распространено у седоголового щегла, так как слетки в августе не редкость, а взрослые птицы в массе приступают к линьке в первой половине этого месяца.

Совмещение линьки с вождением выводка отмечено нами у этого вида в Чуйской долине (№ 14 и № 15). Там же отмечено совмещение линьки с кормлением только что вылупившихся птенцов у одной самки, начавшей замену оперения еще до начала кладки. Совмещение линьки и размножения у этого вида отмечено в Узбекистане, где 13 августа у гнезда с птенцами отловлены самец и самка, имевшие IV и II стадии линьки соответственно (Гаврилов, Добрынина, 1982). Анализ приведенных фактов свидетельствует о том, что явление совмещения размножения и линьки у седоголового щегла имеет место главным образом при поздних сроках размножения, в самом конце репродуктивного периода.

Сравнение темпов и интенсивности линьки птиц, совмещающих процессы размножения и линьки и закончивших размножение, показало, что линька, проходящая на фоне размножения, значительно тормозится. В отдельных случаях, как и при нормальной линьке, 9 и 10 М могут выпадать одновременно, но, как правило, в дальнейшем каждое последующее маховое выпадает только после полного или почти полного отрастания предыдущего, чего при нормальной линьке не бывает. Кроме того, в случае совмещения с размножением линька охватывает только маховые и соответствующие БВКПМ и не затрагивает оперение туловища и кроющие крыла, даже если линька маховых продвигается до IV—V стадии. Это хорошо заметно на птицах с одинаковыми стадиями линьки, совмещающих размножение и линьку и закончивших размножение, отловленных в одни и те же сроки.

5. ОСЕННИЕ ПЕРЕМЕЩЕНИЯ

Хотя часть седоголовых щеглов может встречаться на местах размножения в зимний период (Бородихин, 1974; Ковшарь, 1979), осенние перемещения этого вида носят достаточно регулярный характер и в большинстве мест происходят в октябре—ноябре. Так, на Чокпакском перевале первых птиц отмечали 17 августа — 8 сентября, в среднем 28 августа, основной же пролет осенью проходит с 20 по 31 октября. В сходные сроки отмечали отлет птиц в Заилийском Алатау (Ковшарь, 1979) и в Зеравшанской долине (Сагитов, 1962).

В районе наших исследований численность седоголового щегла сокращается в октябре (1983 г.). В ноябре 1980 г. несмотря на отсутствие снежного покрова, отмечено лишь несколько

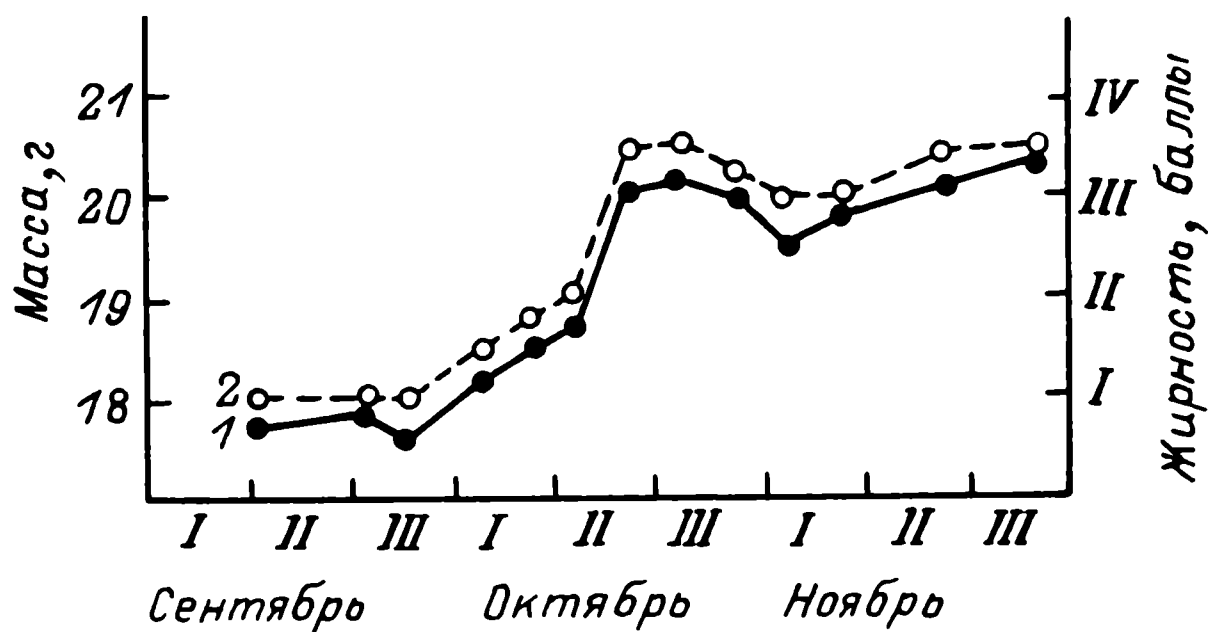


Рис. 7 Динамика массы и жирности седоголового щегла в неволе при естественных фотопериодических условиях:
1 — масса; 2 — жирность

стай по 5—30 особей, прилетающих на ночевку в высокоствольные арчевники. Отдельные местные взрослые и молодые птицы отмечались в 1983 г до 15—20 октября. Примечательно, что щеглы, содержащиеся в неволе, начинали накапливать жировые резервы уже на конечных этапах линьки (рис. 7) и к середине октября они достигали максимальных показателей (3—5 баллов, в среднем 3.5 балла). В начале ноября отмечалось небольшое снижение жирности и массы, после чего они опять поднимались и сохранялись на высоком уровне в течение всего периода зимовки.

В природе у молодых линяющих особей незначительные жировые резервы (балл «меньше мало» и «мало») отмечались уже в конце сентября, в то время как у 7 взрослых, отловленных в середине октября на X—XI стадии линьки, жировые резервы отсутствовали. 6 особей, отловленных 14 ноября, имели высокие показатели жирности (балл 4—4.5) и массы ($20.3—22.1$ г; 20.9 ± 0.3 г). По-видимому, как и у других кочующих видов вьюрковых (Носков, 1970), у седоголового щегла осенние перемещения являются обязательным элементом годового цикла и происходят в достаточно определенные сроки.

Два возврата седоголовых щеглов (Добрынина, 1982) свидетельствуют о том, что перемещения среднеазиатских птиц невелики по протяженности. В то же время какая-то часть сибирских седоголовых щеглов регулярно достигает Средней Азии (Бородихин, 1974).

6. ПЕРИОД ЗИМОВКИ

Сроки этого периода изменяются по годам в зависимости от погодных условий; он длится примерно с ноября до середины февраля. На период зимовки седоголовые щеглы обычно покидают субвысокогорье, однако в некоторые годы они могут встречаться здесь и в большом количестве. Ковшарь (1979) в мягкую зиму 1974—1975 гг. отличавшуюся урожаем семян ели, отмечал высо-

кую численность этого вида в Заилийском Алатау. Скопление птиц было здесь настолько большим, что автор предполагал, что сюда поднялись щеглы из предгорий.

В районе наших исследований Кузнецов (1962) регулярно отмечал этот вид в зимний период, часто в совместных стаях с обыкновенным щеглом. В конце января — начале февраля 1984 г. мы не встречали здесь седоголовых щеглов вообще, в то время как обыкновенные изредка отмечались в основном в нижней части ущелья.

Таким образом, седоголовые щеглы в некоторые годы зимой бывают многочисленны в тех местах, где они размножаются, а в другие годы не встречаются совсем. Данные о том, что среди этих птиц имеются местные особи, пока отсутствуют.

7. ГНЕЗДОВОЙ КОНСЕРВАТИЗМ И ДИСПЕРСИЯ

Возможность смены мест размножения в течение одного репродуктивного периода отмечалась для обыкновенного щегла (Мальчевский, 1959; Мальчевский, Пукинский, 1983). Предположение о такого рода перемещениях у седоголового щегла (Osmaston, 1926; Bates, Lowther, 1952) нашими данными не подтвердилось. Наблюдения за мечеными особями показали, что даже в случае неоднократного разорения гнезд птицы продолжают держаться в районе первого размножения в течение всего репродуктивного периода.

В 1980—1984 гг в ущелье Ала-Арча отловлены и помечены 66 самцов и 49 самок. В последующие годы зарегистрированы 17 самцов (26%) и 11 самок (23%). Специфика отлова, ограниченность постоянно контролируемой территории и разобшенность мест гнездования и кормежки дают основание предполагать, что фактический процент возврата седоголовых щеглов на места прежнего размножения значительно выше. В пользу этого свидетельствует факт находки в июле 1982 г 5 меченых птиц (3 самца и 2 самки) из 11 (7 самцов и 4 самки), окольцованных на гнездовых участках в 1980 г. Некоторые особи отмечались в районе кольцевания в течение 3—5 лет. В литературе известен факт повторного отлова 2 самок спустя 6 лет после кольцевания в том же месте (Добрынина, 1982). 7 возвратов (4 самца и 3 самки) на места своего гнездования зарегистрированы в Заилийском Алатау (Ковшарь, 1979). Эти факты свидетельствуют о большом постоянстве территориальных связей у взрослых особей данного вида.

Из 43 молодых птиц, окольцованных в послегнездовой период, в последующие годы в районе отлова отмечен 1 самец и 2 птицы неизвестного пола (7%). Из 23 птенцов, окольцованных в гнездах в 1980—1984 гг., 1, помеченный 17 августа 1980 г отловлен 17 июля 1982 г. у родника в 2 км от места рождения.

ЛИТЕРАТУРА

- Батырова М. А., Батыров Б. Х. К изучению биологии закаспийского седоголового щегла (*Carduelis caniceps subcaniceps* Zag.) // Экология и морфология животных.— Ташкент, 1966. С. 75—81. (Научн. тр. Самаркандского ун-та, новая серия, вып. 156).
- Блюменталь Т. И., Дольник В. Р. Оценка энергетических показателей птиц полевых условиях // Орнитология, 1962. Вып. 4. С. 394—407
- Бородихин И. Ф. Род Щегол — *Carduelis* // Птицы Казахстана.— Алма-Ата 1974. Т. 5. С. 221—229.
- Виноградова Н. В., Дольник В. Р. Ефремов В. Д., Паевский В. А. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР: Справочник.— М., 1976. 192 с.
- Гаврилов Э. И., Гисцов А. П. Сезонные перелеты птиц в предгорьях Западного Тянь-Шаня.— Алма-Ата, 1985. 223 с.
- Добрынина И. Н. Повторные находки седоголовых щеглов и королевских вьюрков в СССР // Орнитология, 1982. Вып. 17. С. 181.
- Дольник В. Р. Географические различия в сроках и соотношении линьки и осенней миграции у зяблика // Итоги орнитологических исследований в Прибалтике. Тр. V Прибалт. орнитол. конф.— Таллин, 1967. С. 247—254.
- Иванов А. И. Птицы Таджикистана.— М.—Л., 1940. 299 с.
- Иовченко Н. П. Сравнительное изучение некоторых сезонных явлений у представителей вьюрковых (*Fringillidae*, Aves): Автореф. канд. дис...— Л. 1988. 23 с.
- Ковшарь А. Ф. Птицы Таласского Алатау // Тр. гос. заповедн. Аксу-Джабаглы. Алма-Ата, 1966. Вып. 3. 435 с.
- Ковшарь А. Ф. Певчие птицы в субвысокогорье Тянь-Шаня (очерки летней жизни фоновых видов).— Алма-Ата, 1979. 312 с.
- Козлова Е. В. Оседлые и кочующие птицы южных склонов Гиссарского хребта // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1949. Т. 8.
- Корелов М. Н. Материалы к авифауне хребта Кетмень (Тянь-Шань) // Тр. Ин-та зоологии АН КазССР, 1956. Т. 6. С. 109—157
- Кузнецов А. А. К биологии птиц высокогорья Киргизского хребта // Орнитология, 1962. Вып. 5. С. 215—242.
- Люлеева Д. С. О наседном воробьиных птиц // Новости орнитологии.— Алма-Ата, 1965. С. 224—226.
- Люлеева Д. С. О наседном пятне у воробьиных птиц // Экология млекопитающих и птиц.— М., 1967. С. 301—308.
- Мальчевский А. С. Гнездовая жизнь певчих птиц.— Л., 1959. 282 с.
- Мальчевский А. С., Пукинский Ю. Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий.— Л., 1983. Т. 2. 503 с.
- Нейфельдт И. А. Пуховые птенцы некоторых азиатских птиц // Сб. к 100-летию Зоол. ин-та АН СССР, Т. 47).
- Носков Г. А. Об особенностях миграционного поведения кочующих видов вьюрковых в зимний период // Материалы седьмой Прибалт. орнитол. конф. Рига, 1970. Ч. I. С. 61—64.
- Носков Г. А., Болотников А. М. Методические указания к исследованию роста и развития птенцов воробьиных птиц // Материалы 5 заседания МРГ по пробл. «Исследов. продукт. вида в пределах ареала».— Вильнюс, 1973. С. 82—87
- Носков Г. А., Гагинская А. Р. К методике описания состояния линьки у птиц. Сообщ. Прибалт. комисс. по изуч. миграций птиц.— Тарту, 1972. № С. 154—163.
- Носков Г. А., Рымкевич Т. А. Методика изучения внутривидовой изменчивости линьки у птиц // Методики исслед. продукт. и структуры видов птиц в пределах ареала.— Вильнюс, 1977. Ч. I. С. 37—47
- Сагитов А. К. О вертикальных миграциях воробьиных птиц Зеравшанской долины // Орнитология, 1962. Вып. 4. С. 354—366.
- Шмальгаузен И. И. Определение основных понятий и методика исследования роста // Рост животных.— М., 1935. С. 75—122.

- Шнитников В. Н. Птицы Семиречья.— М.—Л., 1949. 667 с.
 Шукуров Э. Д. Птицы еловых лесов Тянь-Шаня.— Фрунзе, 1986. 153 с.
- Bailey R. E. The incubation patch of passerine birds.— Condor, 1952. Vol. 54. 121—136.
 Bates R. S. P. Lowther E. H. N. Breeding birds of Kashmir.— London: Oxford Univ. Press, 1952. 367 p.
 Glück E. Ernährung und Nahrungsstrategie des Stieglitzes *Carduelis carduelis* L. // Ökologie der Vögel, 1980. B. 2, Hf. 1. P. 43—92.
 Middleton A. L. A. The moult of the European Goldfinches near Melburn, Victoria // Emu, 1969. Vol. 69, Pt. 3. P. 145—154.
 Newton J. The adaptive radiation and feeding ecology of some British finches // Ibis, 1967 Vol. 109, N 1. P. 33—98.
 Newton J. Finches.— London, 1972. 228 p. (The new naturalist, 557)
 Osmaston B. B. Birds nesting in the Dras and Suru valleys // J. B. N. H. S. 1926. Vol. 31. N 1. P. 186—196.

Summary

N. P. Iovchenko

ECOLOGY OF THE GREY-HEADED GOLDFINCH (*CARDUELIS CANICEPS* VIG.) IN THE TIEN-SHAN

The present study analyses, in detail, some aspects of ecology of the Grey-headed Goldfinch. It is based on the long standing work of the author at Ala-Archa Narrow, Kirghizski Mountains (altitude 2100—2300 m), carried out with an application of progressive contemporary methods, such as individual colormarking, trapping and examining of captured birds. The seasonal phenomena of annual cycle were investigated in caged birds too. The Grey-headed Goldfinch is not typical migratory bird, but in caged birds there was recorded the spring migratory fattening, regulated by photoperiod. The egg-laying period is continued 60—70 days (from the middle or the end of May to the end of July: 15 May — 1 Aug.). The factors, affecting the egg-laying period (feeding base, photoperiod, temperature) are discussed. The clutch-size 4—5 eggs (4.71 ± 0.09 , $n=28$). All clutches, beginning to the middle of July ($n=19$), contained 5 eggs. The incubation period — 13.5 — 15 days from the first egg laying. The nesting success — 35.1%. The data of the nestling growth and the feathering process are given in the tables 3.4 and fig. 2, 3. The moulting juveniles were caught from 28 July to 14 November. Birds started moulting, when they were 27—45 days old. The moult sequence, its completeness and duration in the birds with different hatching dates are given. The postnuptial molt lasts mainly from the middle of July to the end of October. The partial overlap of postnuptial molt and breeding was observed in 20 cases (mainly during fledgling and sometimes during egg-laying and incubation). The autumn migratory fattening in caged birds was recorded in October. The banding data analysis have found out, that the majority of the adult Grey-headed Goldfinches show fidelity to the breeding site.

УДК 591.5 598.6 617.1

Ф. Ф. Карпов

Зоологический институт республики Казахстан, Алма-Ата

КОРМОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ ГИМАЛАЙСКОГО УЛАРА (TETRAOGALLUS HIMALAYENSIS) В ПОЗДНЕОСЕННИЙ ПЕРИОД

Изучались различные виды поведения уларов (преимущественно кормовое) из скрадка у места обычной кормежки, а также на маршрутах. Подробные наблюдения с близкого расстояния (до 3 м) позволили выявить и описать много новых деталей, касающихся поведения и жизни этих птиц в предзимний сезон.

Основной материал собран 7—9 ноября 1990 г в северо-западной части хребта Заилийский Алатау в урочище Кастек. Природные особенности этого района описаны ранее (Потапов и др., 1990). Наблюдения велись из скрадка-палатки на пустую стоянку чабанов, располагавшейся на пологой террасе, примыкающей к широкому ложу ручья в верхней части 4-километрового ущелья на высоте 2800—2900 м. над ур. м. Площадь склонов, с которой собирались птицы, составляла около 500 га. Кроме того, проводились пешие экскурсии до 2 км к востоку и западу от этого места.

Первые два дня сразу после снегопада на небольшой площадке (старой овечьей стоянке размером 100×100 м) у ручья собиралось до 50 особей. По мере стаивания снега они разделялись на 7—8 табунков (возможно, семейные группы) и рассредотачивались на большой площади. Расстояние между группами на периферии в несколько раз больше, чем у кормящихся в центральной части. Кормежки птиц здесь были приурочены к утру (7—12 ч, первые птицы появляются еще в густых сумерках), когда присутствуют все особи, обитающие в ущелье, и к вечеру (16—18 ч), когда кормилось не более 50% птиц. Вечерняя кормежка длится до глубоких сумерок, после чего птицы, объединившись в плотный табунок, уходят пешком в скалы, расположенные выше по склону.

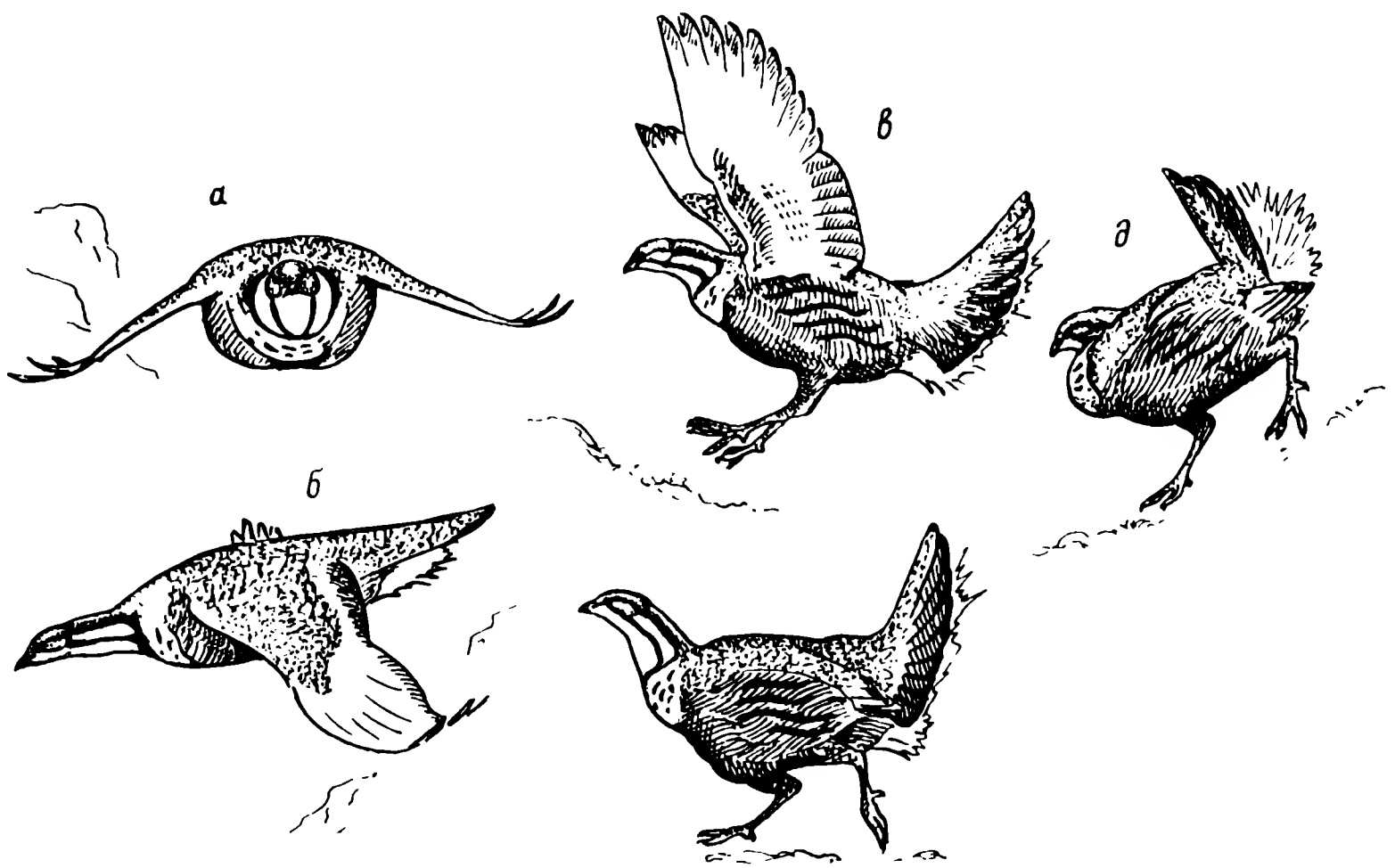


Рис. 1. Способы передвижения улар:

а, б стремительное торможение; в, г спуск по склону (концы крыльев изогнуты вверх), д спуск с крутого склона

На кормовые площадки птицы прилетали с мест своих ночевок и садились на открытом склоне в 200—300 м от места кормежки, на том же уровне или немного выше по склону. Осмотревшись, они пешком направлялись к кормовым участкам (рис. 1). При ходьбе хвост улар обычно сложен и занимает вертикальное положение, голова в такт шагов движется вперед-назад, птицы негромко перекликаются («гулькают»). Группы, появившиеся позже, подсев на «смотровой» склон, не идут пешком, а после громкой переклички с уже кормящимися птицами, сразу слетают на оттаявшие участки. Перекликаясь, птицы вытягивают шею вверх, слегка изгибая ее вперед, хвост опущен и во время протяжного громкого свиста мелко подрагивает. Иногда улары прямо прилетают с мест ночевок на кормовые поляны. При посадке улар тормозит, распуская хвост веером и делая несколько глубоких взмахов широко раскрытыми крыльями, выбрасывая их вперед. Приземлившись, птица некоторое время продолжает держать хвост поднятым и раскрытым (возможно, сигнальная функция, так же держит хвост и встревоженная птица). Если улар садится на пологую или горизонтальную поверхность, то по инерции он проходит (или пробегает) несколько шагов вперед. Посадка на крутой склон или камень происходит без пробежки.

Начиная кормиться, улар складывает и опускает хвост, закрывая далеко видимое оперение подхвостья (рис. 2). Птицы кормятся, как бы сгорбившись, шея вытянута, и светлый зоб и контрастный коричнево-белый рисунок по бокам шеи становятся мало заметными, что способствует лучшей маскировке. Основным способом

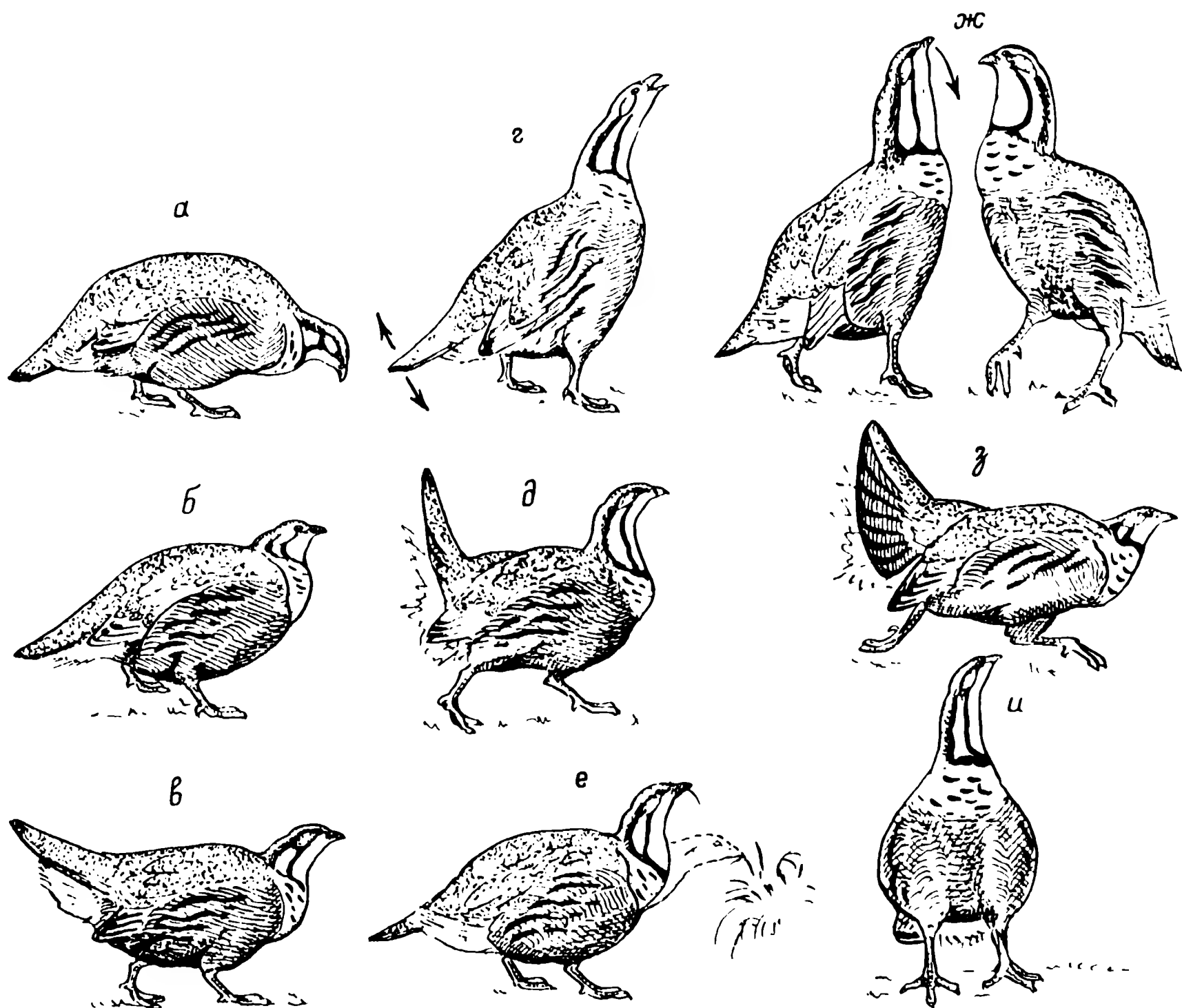


Рис. 2. Различные позы улара при кормежке:

а — склевывание с поверхности почвы; б — кормовая пауза; в — кормовой переход; г — уход (приход) с кормежки в спокойном состоянии; д — ощипывание растений; ж — вынад в сторону убегающего проти ника; и — тревога

кормления было склевывание корма с поверхности. Клевки направлены вертикально вниз. В литературе подобный способ кормодобывания для этого вида не описан, а описанные (ощипывание вегетативных частей растений резким рывком головы или разгребание почвы клювом и лапами — Кузьмина, 1977) нами наблюдались лишь несколько раз. По-видимому, способы добывания корма у гималайского улара определяются конкретной кормовой ситуацией, и три различных способа кормежки, названные выше, в зависимости от этого могут сочетаться в различных соотношениях.

Птицы не боялись скрадка и подходили к нему подчас на 3 (!) м, что позволяло проследить многие подробности кормежки. Хронометрах интенсивности кормления проводился при помощи секундомера и 8-кратного бинокля, с подсчетом клевков в 1 мин. За это время птица совершает от 50 до 111 клевков, в среднем 90.7 ± 2.8 ($n=30$). Улар может совершать подряд от 3 до 21 клевка, в среднем 9.7 ± 1.5 ($n=15$). Кормежка всегда сопровождается паузами, когда птица замирает на 1—3 с. Количество таких пауз

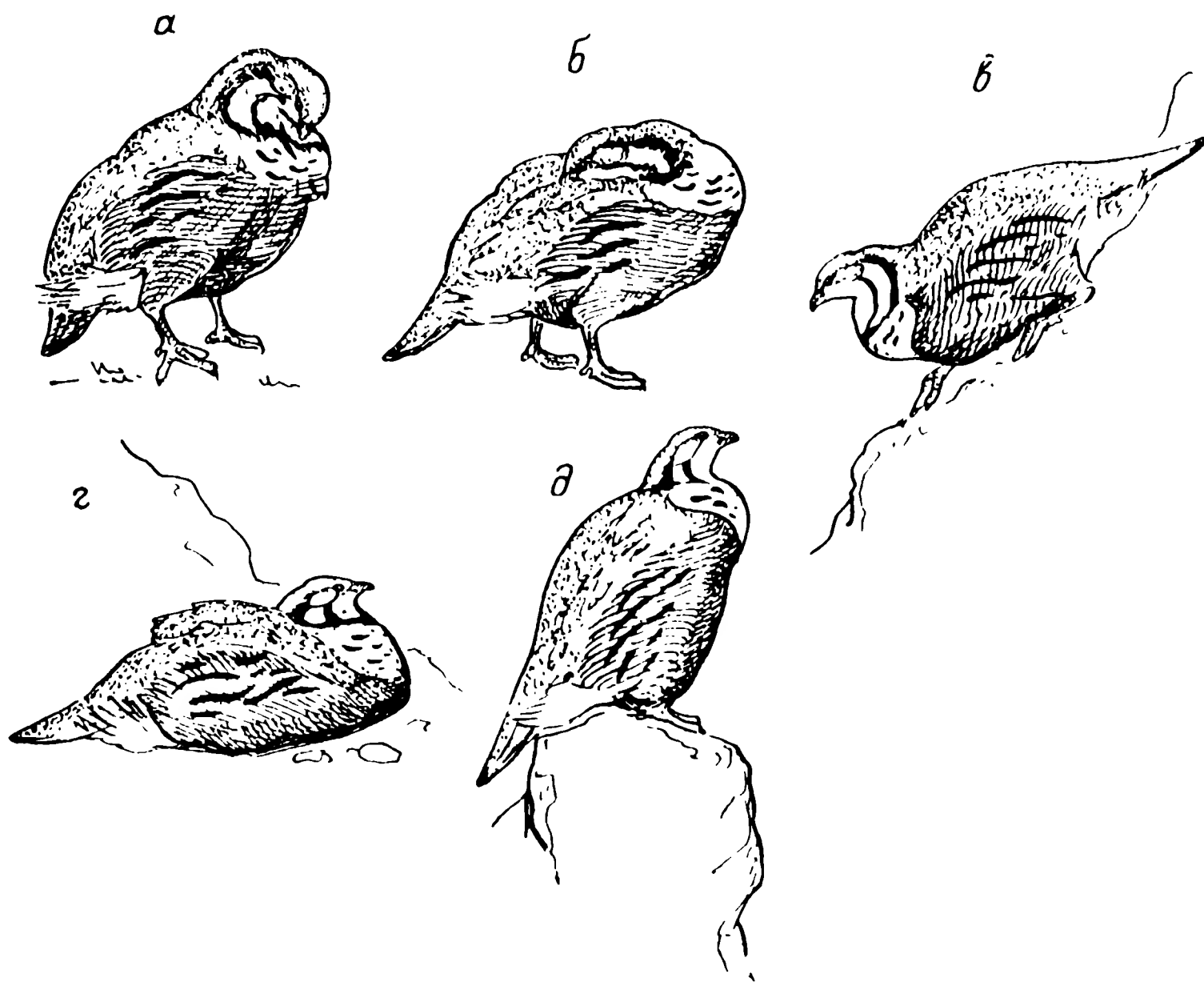


Рис. 3. Комфортное поведение уalara:

а, б — чистка оперения, в — птица, сползающая по скале при перемене места отдыха, г — отдых лежа, д — отдых на камне

за 1 мин составляет 1—9, в среднем 3.7 ± 0.3 ($n=30$). Кроме того, уалары совершают кормовые переходы, количество которых может быть от 1 до 3 за 1 мин, на расстояние от 1 до 8 м, в среднем 3.4 ± 1.7 ($n=10$). При кормовом переходе уалар несколько приподнимает сложенный хвост под углом 45° .

Комфортное поведение во время кормежки — чрезвычайно редкое явление (рис. 3). Видимо, находясь на открытом и пологом месте (т. е. в условиях повышенного риска), птицы стараются как можно больше времени использовать для кормодобывания, а для чистки оперения и отдыха используют более безопасные места среди скал, где они проводят дневку.

Отдыхают уалары в середине дня небольшими табунками по 3—7 особей, реже в одиночку. Требования к местам дневки у уаларов меняются в зависимости от погодных условий. В ясные дни птицы располагаются в освещенных солнцем местах, иногда на совершенно открытых склонах или выступах скал. Во время пасмурной погоды птицы предпочитают отдыхать в закрытых от ветра местах среди скал. Во всех случаях основное требование к месту отдыха — наличие возможности сразу подняться на крыло при внезапной опасности. Замечено, что одиночные птицы чаще располагаются на дневку на открытых местах, выбирая для этого редко расположенные камни на голых склонах или гребни скал, причем отдыхают, как правило, в сидячем положении, тогда как птицы в группах предпочитают лежать.

Агрессивные действия птиц в кормовых скоплениях отмечались в двух формах. В обособленной группе, где уже существует своя иерархия, птицы одного ранга часто кормятся бок о бок, склевывая корм иногда в нескольких сантиметрах. В таких группах проявление агрессии исходит от доминантной особи, которая со втянутой в плечи шеей отгоняет птицу более низкого ранга резким выпадом в ее сторону. Последняя, подпрыгнув, отбегает на 2—3 м, не предпринимая ответного действия. В целом группа кормится относительно компактно, поддерживая друг с другом звуковую и визуальную связь. Расстояние между отдельными птицами одной группы редко превышает 10 м. При смене места кормежки, во время перехода, улары негромко «гулькают» и, подняв хвост, демонстрируют белое подхвостье. При объединении двух или более групп в кормовом скоплении, помимо названного агрессивного поведения, наблюдалось следующее: на угрозу одной особи другая, которой она адресована, отвечает взаимной угрозой. Улары подсакивают друг к другу, вытягивая вверх шею и поднимая на ней оперение. Создается впечатление, что птицы демонстрируют друг другу рисунок горла и зоба. Клюв в это время направлен вперед и вверх, иногда птица совершает покачивание головой в вертикальной плоскости. После такой демонстрации устрашения происходит схватка. Удары клюва направлены в рисунок горла и зоба. Стычки скоротечны, и уже после нескольких наскоков одна из птиц обращается в бегство.

Вместе с гималайским уларом на свободных от снега участках иногда кормились кеклики, бородатые куропатки, клушицы, рогатые жаворонки, жемчужные вьюрки и седоголовые щеглы. Во время совместной кормежки отношения между ними нейтральны.

Из хищников в светлое время суток в районе уларьих кормежек были отмечены снежный барс, лисица, горноста́й, беркут, бородач, бурый гриф, белоголовый сип, полевой лу́нь и пустельга. Попытки добыть уларов наблюдались только у лисицы и беркута. После неудачного нападения беркута (молодого) улары улетели далеко вниз по ущелью в скалы, но уже через полчаса часть из них вернулась обратно. Возвращение птиц схоже с утренним сбором, но происходит это в более ускоренном темпе. Движение двух лисиц на месте уларьей жировки было загоном, очень похожим на охоту: одна из хищниц не спеша двигалась за уходящей в гору стайкой из 6 особей. В верхней части горы, на пологом участке, улары вдруг тревожно закричали и сбились в кучу. В это время сверху к ним бросилась другая лисица, но улары, вовремя заметившие опасность, успели взлететь.

ЛИТЕРАТУРА

- Потапов Р. Л., Ерохов С. Н., Карпов Ф. Ф., Грачев Ю. Н. К биологии гималайского улара в осенне-зимний период // Тр. Зоол. ин-та РАН, 1990. Т. 210. С. 83—88.
Кузьмина М. А. Тетеревиные и фазановые СССР.— Алма-Ата, 1977. 293 с.

S u m m a r y

F. F. Karpov

THE FEEDING BEHAVIOUR OF THE HIMALAYAN SNOWCOCK DURING LATE AUTUMN

The behaviour of the himalayan snowcock was studied in the Western part of the Zailiisky Alatau mountain ridge (place «Castek») near the feeding places from the tent at the altitude near 2900 m above sea level. The birds not afraid the tent and approached to the observer to the distance of 3 meters. Many new details of the postures and displays were observed (see figures)

УДК 598.3+598.4(261.243)

С. А. Коузов

Санкт-Петербургский государственный университет

ВОДОПЛАВАЮЩИЕ И ОКОЛОВОДНЫЕ ПТИЦЫ СЕВЕРНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ НЕВСКОЙ ГУБЫ

В 1989—1990 гг. проводилось авифаунистическое изучение побережья Финского залива от Защитных сооружений до пос. Лахта. Определен статус 70 видов водно-болотных птиц. В местной фауне отмечены как бореально-гипоарктические, бореально-гипоарктические, бореальные, широкораспространенные виды, так и арктические и южные. Изучены направления и сроки миграций водно-болотных птиц. Описываются гнездовые сообщества, в которых преобладают колониальные чайковые, а также обычные кряква, хохлатая чернеть, чомга и лысуха (всего 31 гнездящийся вид). Приводятся данные по социальным тенденциям у неколониальных видов (хохлатая чернеть и др.).

Невская губа играет важную роль в жизни водно-болотных птиц Северо-Запада России (Мальчевский, Пукинский, 1983; Носков, Москалев, 1987). Кроме обширных гнездовых площадей, здесь находятся места массовых стоянок пролетных птиц. Один из наиболее интересных участков — северное побережье. Из-за сильно возросшего антропогенного пресса есть реальная угроза уничтожения орнитокомплексов этой территории. Птицы Невской губы привлекли внимание орнитологов с конца 19 — начала 20 столетий (Бианки, 1907; Бихнер, 1884). В современный период детально изучались районы Лахты и Знаменки (Мальчевский, Пукинский, 1983), а также миграции (Носков и др., 1965), но до сих пор отсутствуют данные по гнездящимся птицам побережья от Лахты до Горской. Авифауна этого участка стала объектом нашей работы, предпринятой по советам Г. А. Носкова с целью разработки на ее основе мер по охране данной территории. Автор считает своим долгом выразить благодарность Р. Л. Потапову и Р. А. Сагитову за помощь в работе над рукописью, студентам А. Б. Соколову и Н. В. Титову за помощь в сборе материала.

Работы велись в 1989—1990 гг. с 15.03 по 01.12 2—3 дня в неделю, период наблюдений составил 142 дня. Миграции изучались на маршрутах вдоль побережья (всего 96 маршрутов протяженностью от 5 до 15 км) и стационарно (в каждый выезд). Проводились регулярные учеты гнезд и брачных пар и наблюдение из

укрытий. Отмечены 35 тыс. особей птиц 70 видов, найдены 840 кладок 24 видов, прослежена судьба 581 кладки. В работе использовались 8-кратный бинокль и 60-кратная труба на штативе.

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БИОТОПОВ

Изучаемая территория входит в состав Ижорского флористического района Европейской таежной провинции (Минаев и др., 1981). В ее состав входят 100-метровой ширины полоса прибрежного леса и мелководья акватории шириной до 1.5—2 км с водно-болотными стациями. Лесные участки — сырые мелколиственные и смешанные биотопы. Черноольшанники занимают наибольшую площадь в западной части. Имеются участки дубрав с примесью клена, липы и других пород. Наиболее крупное водно-болотное угодье тянется от Петровского пляжа до пос. Ольгино, далее до пос. Лахта расположены песчаные и галечниковые пляжи. Максимальная ширина угодья (700—800 м) — в западной части, минимальная (200—300 м) — у пос. Ольгино. Основные биотопы (сырые луговины, осоковый кочкарник, тростниковые займища и камышовые поля) сменяют друг друга по мере удаления от берега. В западной части угодья расположен остров (около 0.8 га), заросший ивами, черной ольхой, серебристым тополем и осиной. Восточная и северная части острова сильно заболочены. В районе Коровьего пляжа имеются насыпи песчаного грунта с искусственным водоемом, зарастающим тростником. В центре его — небольшие песчаные островки. Рядом остатки водно-болотного угодья, сходного с вышеописанным. На побережье между Коровым и Петровским пляжами черноольшанники подходят к урезу воды. Имеются небольшие куртины тростника, есть каменистые участки и косы.

АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ВОДНО-БОЛОТНЫХ ПТИЦ

1) **Чернозобая гагара** (*Gavia arctica* L.) — немногочисленный пролетный вид, регулярно отмечался в октябре — начале ноября на открытых участках акватории по 2—3 особи на маршрут.

2) **Большая поганка** (*Podiceps cristatus* L.) — обычный пролетный и гнездящийся вид. Весенний пролет: 2—3-я декады апреля, начало мая; регистрируется по 30—40 особей в день. На гнездовье в 1989 г. зарегистрированы 22 пары, в 1990 — 26. Сроки откладки яиц: 25 мая — 8 июня. Большинство гнезд располагалось в куртинах тростника или камыша и свободно плавало, ежегодно 4—6 гнезд отмечались в колонии озерной чайки. Обнаружены 4 кладки чомги с яйцами хохлатой чернети и озерной чайки, все гнезда оказались впоследствии брошенными. Слабый осенний пролет отмечался в октябре.

3) **Серая цапля** (*Ardea cinerea* L.) — в августе 1990 г. ежедневно отмечались 2—3 кочующие особи.

4) **Выпь** (*Botaurus stellaris* L.) — малочисленный гнездящийся вид. Весной регистрируется 10—12.04—15.05.89 найдено недостроенное гнездо перьями выпи. 10.07.89 в колонии чаек отмечен нелетный птенец этого вида. В мае—июне

1990 г. регулярно встречались 2—3 птицы. По голосам регистрируется до конца августа.

5) Шипун (*Cygnus olor* Gmelin.) — 18—20.05—90 на мелководье у ст. Морская держались 3 птицы.

6) Кликун (*Cygnus cygnus* L.) — массовый пролетный вид. Весной появляется с образованием первых полыней в марте, заканчивается пролет в начале 3-й декады апреля. Места стоянок мелководья у Лисьего Носа — Морской (до 600 птиц) и напротив Васильевского острова (до 1 тыс. птиц). Направления пролета после старта: на северо-запад (к Сестрорецку) и на северо-восток (через северные районы Санкт-Петербурга). Осенью слабый пролет в октябре—ноябре в обратных направлениях.

7) Малый лебедь (*Cygnus bewickii* Yagrell.) — массовый пролетный вид. Весной: со 2-й декады апреля по 3—4 мая, направление, интенсивность и характер миграции те же, что у кликуна. Осенью: совместно с кликуном.

8) Серый гусь (*Anser anser* L.) — обычный пролетный вид. Во 2—3 декаде апреля за 70—80 ч наблюдений регистрируется до 100 птиц, летящих на север от Кронштадта к Сестрорецку. Осенью, в течение сентября, за 140—150 ч наблюдений отмечалось до 600 гусей в обратном направлении.

9) Гуменник (*Anser fabalis* Latham.) — самый многочисленный гусь. Весной одновременно с серым гусем за 70—80 ч до 200 птиц. Летом отмечаются одиночные особи. Осенью в 3-й декаде октября — начале ноября. В 1989 г. за 79 ч зарегистрированы 3 тыс. гусей, в 1990 — до 8 тыс., причем 22.09 с 16 до 19 ч пролетели 1.5 тыс. гусей.

10) Белолобый гусь (*Anser albifrons* scopoli.) — многочисленный пролетный вид. Весной с 25.04 по 7.05 на север от Кронштадта к Сестрорецку и от Сосновой Поляны к Лахте за 65—70 ч отмечается пролет до 600 птиц. Осенью, с 1.10 по 10.10 за 80—100 ч наблюдений — до 2—2.5 тыс. птиц, направление от Сестрорецка на юг к Ораниенбауму и на юго-восток к Санкт-Петербургу.

11) Пискулька (*Anser erythropus* L.) — 5.05.90 зарегистрирована стая из 19 гусей, 22.09.90 отмечено до 150 пискулек. Направление пролета было то же, что у предыдущего вида.

12) Белошекая казарка (*Bxö leucopsis* Bechst.) — редкий пролетный вид. 14.05.89 г. 25 казарок пролетели от Лахты к Сестрорецку.

13) Черная казарка (*Branta bernicla* L.) — немногочисленный пролетный вид. Весной во 2—3 декадах мая отмечается пролет в северном направлении, 70—75 ч наблюдений 50—60 птиц от Кронштадта к Сестрорецку. В октябре обратном направлении пролетает до 300 особей. Летом 1989 г. на взморье встречены 2 особи.

14) Канадская казарка (*Branta canadensis* L.) — залетный вид. 22.04.89 отмечена одиночная особь в стае кликунов, 1.04.90 зарегистрирована стая из 8 птиц.

15) Кряква (*Anas platyrhynchos* L.) — обычный пролетный и гнездящийся вид. Весной — со второй половины марта, интенсивный пролет в первой половине апреля, до 100—150 мигрантов за день наблюдений. Места стоянок: мелководья от Лисьего Носа до Ольгино. После старта летит на восток к Санкт-Петербургу и частично на запад к Сестрорецку. Откладка яиц — со 2-й декады апреля конца июня. Найдена 51 кладка (21 в 89 г., 30 в 90 г.). Наибольшее число находок приходится на периоды: 20.04—5.05 и 25.05—10.05, соответственно 40% и 50%

всех находок. Гибель кладок — в основном от разорения, до 60%, наиболее высока в ранних кладках — до 70%. Ранние гнезда — в прибрежном лесу, на сухих участках острова, поздние — на сырых луговинах и кочкарниках. В июне отмечается миграция селезней на линьку в юго-западном направлении, часть птиц линяет на территории угодья. С конца июля — увеличение числа подросших выводков, подлетающих с других водоемов. Первый пик осенней миграции — 3-я декада августа — начало сентября (до 60 птиц за день наблюдений). Второй пик — в октябре (до 40 птиц за день). Направление — на юго-запад к Ораниенбауму. Последние птицы держались до ледостава.

16) Чирок-свистунок (*Anas Crecca* L.) — обычный пролетный и гнездящийся вид. Весенний пролет — во 2-й половине апреля — начале мая (до 40 особей за день, летящих на восток к Санкт-Петербургу). Найдены 4 кладки: 2 — в черноольшаннике в 1989 г., 1 — там же в 1990 г., 1 — на острове в 1990 г. Сроки начала откладки — с 15 мая по 10 июня. В июне за 40—50 ч наблюдений пролетает до 300 селезней к Ораниенбауму. В августе на территории концентрируется большое число выводков, прилетающих с других водоемов, до 250 птиц. Характер осенней миграции, как у кряквы.

17) Чирок-трескунок (*Anas guerquedula* L.) — обычный пролетный редкий гнездящийся вид. Весенний пролет — 3-я декада апреля — начало мая (до 50 птиц в день, летящих, в основном, на восток к С.-Петербургу). В мае—июне отмечается около 5—8 брачных пар. 7.06.90 найдена ненасиженная кладка в колонии озерной чайки. В середине июня регистрируется пролет около 150 селезней, осенью не отмечен.

18) Свиязь (*Anas penelope* L.) — массовый пролетный и редкий гнездящийся вид. Весенний пролет — с образования первых полыней, во второй половине марта до середины апреля, наиболее интенсивен в начале апреля (до 200—300 особей в день, летящих крупными стаями на восток к Санкт-Петербургу). В мае регистрируется 3—5 брачных пар, единственная ненасиженная кладка найдена 10.06.89 в колонии озерной чайки. В первой половине июня отмечается пролет селезней на линьку в сторону Ораниенбаума, осенью не отмечается.

19) Шилохвость (*Anas acuta* L.) — обычный пролетный вид. Весенний пролет — в 1—2 декадах апреля (до 300 птиц). В мае 1—2 пары держится на акватории у Петровского пляжа. Осенью не отмечена.

20) Широконоска (*Anas clupeata* L.) — обычный пролетный и редкий гнездящийся вид. На весеннем пролете — в 3-й декаде апреля — начале мая, на восток к Санкт-Петербургу и на запад к Сестрорецку, до 30 особей в день. Единственная кладка найдена 4.06.89 в колонии озерной чайки. В июне регистрируется пролет — за 80—90 ч наблюдений пролетает до 50 селезней широконоски. Осенью не отмечена.

21) Красноголовый нырок (*Aythya ferina* L.) — обычный пролетный и редкий гнездящийся вид. Весной — конец апреля — начало мая, 10—15 птиц за день. Найдена 1 кладка 12.06.89 в колонии озерной чайки. Летняя и осенняя миграции не выражены.

22) Хохлатая чернеть (*Aythya fuligula* L.) — самый массовый гнездящийся пролетный вид уток. Первые стайки появляются в начале апреля, наиболее интенсивный пролет во 2—3 декадах месяца, до 250—300 птиц в день. В первой половине апреля в районе Лисьего носа — Ольгино и позднее у Васильевского острова накапливается до 2—3 тыс. чернетей. После старта летят на запад

в сторону Сестрорецка. В мае—июне здесь держится до 150 пар. Найдены 82 кладки (22 — в 1989 г., остальные — в 1990 г.). Сроки начала откладки яиц 25.05—10.07, наибольшее число насиженных кладок отмечается во 2-й половине июня. Ежегодно около 8—9 гнезд отмечается в колониях озерной чайки и черной крачки. Найдены 8 сдвоенных кладок чернети, яйца этого вида найдены в гнездах озерной чайки и чомги. Отмечен паразитизм озерной чайки в гнездах хохлатой чернети. Во 2-й половине июня на кочках у острова образуется колония этого нырка, до 29 кладок. В 1989 г. погибло до 10% гнезд, в 1990 г. при резких подъемах воды до 60%, но, видимо, такие катастрофы происходят не часто. Конец июня—начало июля — миграция селезней на линьку, на юго-запад к Ораниенбауму пролетает около 500 птиц. Осенний пролет — вторая половина октября — начало ноября в том же направлении.

23) Морская чернеть (*Aythya marila* L.) — массовый пролетный вид. Во второй половине апреля напротив Васильевского острова происходит накопление стай (до 2—2.5 тыс). В последних числах апреля — начале мая большинство стай стартует — уходит на запад в сторону Сестрорецка. Осенью — совместно с хохлатой чернетью.

24) Турпан (*Melanitta fusca* L.) — обычный пролетный вид. 15.05—25.05 отмечается пролет транзитом на север к Сестрорецку нескольких стай. В конце июля — начале августа за 60—70 ч наблюдений на юго-запад к Ораниенбауму пролетает до 200 птиц. Во второй половине октября—ноябре отмечается до 500 турпанов за 120—140 ч наблюдений.

25) Синьга (*Melanitta nigra* L.) — характер миграций тот же, что у турпана, летом и осенью обычны совместные стоянки этих видов на открытых частях акватории напротив Петровского пляжа.

26) Морянка (*Gangula hyemalis* L.) — обычный пролетный вид. Весной пролетает транзитом совместно с турпаном и синьгой, около 100 особей за 50—55 ч наблюдений, летом не отмечена. Осенью характер пролета сходен с предыдущими видами.

27) Гоголь (*Bucephala clangula* L.) — обычный пролетный вид. Весной интенсивные миграции в 3-й декаде марта — 1-й декаде апреля, до 100 особей в день. В начале мая летят стайки молодых селезней, направление полета после старта на запад к Сестрорецку. На линьку с 15.06 по 15.07 за 144 ч наблюдений на восток проходит до 700 гоголей. В сентябре отмечаются стайки молодых птиц, следующих к югу, взрослые гоголя летят в октябре — начале ноября с другими нырками.

28) Большой крохаль (*Mergus merganser* L.) — обычный пролетный, редкий гнездящийся вид. Весной — совместно с гоголем. В мае отмечается 2—3 пары, в июле 1989 г. и в августе 1990 г. отмечались выводки из 8—10 птенцов. В июне происходит пролет на юго-запад к Ораниенбауму одиночных селезней. Осенью небольшие стайки, летящие в том же направлении, обычны во второй половине октября—ноябре.

29) Средний крохаль (*Mergus serrator* L.) — обычный пролетный, редкий гнездящийся вид. Весенний пролет — вторая половина апреля — первая декада мая, места стоянок — совместно с другими нырками, после старта стайки крохалей летят на запад к Сестрорецку. В мае остается 3—5 пар. 1 выводок из 13 птенцов отмечен 15.07.89. Летние и осенние перемещения, как у большого кроха-

30) Луток (*Mergus albellus* L.) — редкий пролетный вид. С 1.04.90 4.04.90 отмечен пролет около 50 лутков на запад к Сестрорецку.

31) Коростель (*Crex crex* L.) — по голосам с середины мая до конца июля отмечается ежегодно до 10 птиц. Вероятно, гнездится.

32) Погоныш (*Porzana porzana* L.) — по голосам отмечается до 15 птиц. 22.07.90 встречен выводок в тростниках у острова.

33) Лысуха (*Fulica atra* L.) — многочисленный пролетный и гнездящийся вид. Интенсивный весенний пролет идет в первой половине апреля, до 100 лысук в день на восток к Санкт-Петербургу. В мае здесь отмечено до 40 пар лысухи. Всего найдено 41 гнездо: 15 — в 89 г 26 — в 90 г сроки начала откладки яиц — с 1.05 по 5.06 и повторные кладки — с 25.06 по 5.07. С начала августа на открытых частях акватории появляются стайки подросших выводков, к сентябрю накапливается до 200 птиц. Осенний пролет — в конце сентября—октябре.

34) Пастушок (*Rallus aquaticus* L.) — в июне—июле 1990 г. у Коровьего пляжа на сырой луговине регулярно отмечались голоса 2 пастушков, вероятно, гнездится.

35) Золотистая ржанка (*Pluvialis apricaria* L.) — 7.05.89 стая из 10 ржанок пролетела в северном направлении. В сентябре 1990 г отмечено несколько птиц у Коровьего пляжа.

36) Тулес (*Squatarola squatarola* L.) — в середине сентября 1990 г у Коровьего пляжа зарегистрированы 2 птицы.

37) Малый зуйк (*Charadrius dubius* Scop.) — малочисленный мигрант. Обычен на гнездовье. Весной летит в 3-й декаде апреля — начале мая, не более 10—15 зуйков за день на восток. В 1990 г. у Коровьего пляжа найдены 11 гнезд, сроки начала откладки яиц — 20.05—15.06. 6 кладок располагалось под защитой колонии малых крачек. В августе—сентябре отмечались одиночные зуйки, летящие на запад.

38) Галстучник (*Charadrius hiaticula* L.) — характер миграций, как у малого зуйка. 10.06.90 в колонии малых крачек найдена кладка. 18.06 при вылуплении погибли 3 птенца; 1 птенец благополучно оперился и откочевал из данного района в середине июля.

39) Чибис (*Vanellus vanellus* L.) — весной группы чибисов, летящие в восточном направлении, отмечаются в конце марта — начале апреля. В апреле—мае пары этого вида держатся на приморских луговинах у Ольгино — Лахты, где, возможно, гнездятся. Осенние перемещения в июле первой половине августа происходят в западном направлении.

40) Черныш (*Tringa ochropus* L.) — обычный пролетный вид. Весной с 15 апреля по 10 мая, до 10 куликов за день. В мае отмечаются брачные полеты над черноольшанником, возможно, гнездится. На осеннем пролете в июле—августе по 15—30 птиц за день.

41) Большой улит (*Tringa nebularia* Gun.) — обычный пролетный вид. В конце апреля — начале мая за 30—60 ч наблюдений на восток пролетает около 50 птиц. В июле—августе ежедневно отмечается пролет 20—30 птиц. Массовые стоянки — на отмелях у острова.

42) Травник (*Tringa Totanus* L.) — обычный пролетный и немногочисленный гнездящийся вид. Весенний пролет сходен с миграциями большого улита. У Коровьего пляжа и у Петровского в колониях озерной чайки найдены 2 кладки в начале июня 1990 г. На осеннем пролете многочислен, до 60 особей в день, летя-

щих на юго-запад. Миграции начинаются в июле и продолжаются до начала сентября.

43) Фифи (*Tringa glareola* L.) — многочисленный пролетный вид. Весной: 3-я декада апреля — 1-я декада мая, 15—20 птиц в день на восток. 27.05.89 в колонии озерной чайки найдена ненасиженная кладка. Осенний пролет: с 3-й декады июня до начала сентября, наибольшее число птиц летит в 3-й декаде июля 1-й декаде августа — до 200 куликов за 50 ч наблюдений.

44) Щеголь (*Tringa erythropus* L.) — немногочисленный, но обычный мигрант. Весной, в середине мая, отмечается 15—18 птиц. Одиночные щеголы отмечаются в июле—августе.

45) Перевозчик (*Actitis hypoleucos* L.) — обычный пролетный и гнездящийся вид. Весенний пролет — конец апреля — первая половина мая, до 30 перевозчиков в день, в северо-восточном направлении. В мае — начале июня до 10 пар отмечалось на побережьях от Коровьего пляжа до Лисьего Носа и на острове, найдены 3 гнезда со сроками начала откладки яиц с 15.05 по 20.06. Осенние миграции с 25.06 по 20.08, наиболее интенсивны во 2—3 декадах июля, до 80 особей в день, на юго-запад. Стоянки там же, где у улитов.

46) Мородунка (*Xenus cinereus* Gld.) — одиночные особи отмечаются в мае.

47) Большой веретенник (*Limoza limoza* L.) — 20 и 22 мая 1990 отмечено около 15 особей в скоплениях других куликов.

48) Малый веретенник (*Limoza lapponica* L.) — 25.05.90 у Коровьего пляжа зарегистрирована стая из 32 птиц, летавших кругами на высоте 10—15 м.

49) Кулик-сорока (*Haematopus ostralegus* L.) — 22.04.90 отмечена одиночная особь, кормившаяся на отмелях у острова.

50) Круглоносый плавунчик (*Phalaropus lobatus* L.) — 6.07.89 на отмелях у острова держались 16 особей.

51) Турухтан (*Philomachus pugnax* L.) — многочисленный пролетный, возможно, гнездящийся вид. Весной летит в 1—2 декадах мая, до 60 особей в день на восток. Отдельные птицы держатся на луговинах в мае—июне. Осенние миграции с конца июля, наиболее интенсивны в 1—2 декадах августа, до 150 куликов в день, летящих на юго-запад, и заканчивается в сентябре. Места отдыха у острова.

52) Чернозобик (*Calidris alpina* L.) — обычен на пролете в середине мая, отмечается до 100 особей в день, летящих строго на север, останавливается на мелководьях и отмелях у Морской — Петровского пляжа. В сентябре 1990 г у Коровьего пляжа отмечены несколько стаяк.

53) Кулик-воробей (*Calidris minuta* Leisl.) — на весеннем пролете обычен, летит совместно с чернозобиком, осенью отмечен в стайках последнего.

54) Белохвостый песочник (*Calidris temminckii* Leisl.) — весной отмечается с другими песочниками, около 20—40 куликов за день. Осенью стайка из 5 особей держалась у Коровьего пляжа 15.09.90.

55) Песчанка (*Calidris alba* Pallas.) — в середине мая 1990 г. в скоплениях чернозобиков отмечены около 15—20 песчанок. Одиночная птица встречена 15.09.90 у Коровьего пляжа.

56) Бекас (*Gallinago gallinago* L.) — обычный пролетный и немногочисленный гнездящийся вид. Весенний пролет со 2-й декады апреля и, видимо, до начала мая, когда число птиц снижается до 6—8 токующих самцов. Токовые полеты до

конца июня. 1 не насиженная кладка найдена у острова 15.09.90. Осенние миграции с 3-й декады июля до конца сентября, до 30 бекасов за день, летящих на юго-запад. На кочкарниках у острова в это время накапливается до 50—60 куликов.

57) Вальдшнеп (*Scolopax rusticola* L.) — немногочисленный, вероятно, гнездящийся вид. Появляется в первых числах апреля, пролет не выражен. На тяге в мае отмечалось 3—5 куликов. Летом 1990 г в черноольшанниках встречены самки, отводившие от гнезда или птенцов.

58) Большой кроншнеп (*Numenius arquata* L.) — обычный, немногочисленный вид. Весной — во 2—3 декадах апреля за 80—100 ч наблюдений на восток проходит около 100 кроншнепов, небольшими группами и в одиночку. Отлет в основном в июле, последняя стая — 17.08.90.

59) Средний кроншнеп (*Numenius phaeopus* L.) — обычный пролетный вид. Весной летит в 1—2 декадах мая, до 50 птиц в день. Летом немногочислен, в июле на юго-запад пролетает несколько стай.

60) Бургомистр (*Larus hyperboreus* Gun.) 1.04 и 22.04.1990 г лениях серебристой чайки держались одиночные особи бургомистра.

61) Серебристая чайка (*Larus argentatus* Pontop.) — массовый пролетный, летующий и редкий гнездящийся вид. Интенсивный весенний пролет — вторая половина марта — начало апреля, до 200 птиц за день, летящих на восток. В мае—июне присутствует около 100 не размножающихся птиц. Одна пара в 1990 г гнездилась в колонии озерной чайки у Коровьего пляжа. По данным О. П. Смирнова, птицы гнездились здесь и раньше. С 3-й декады июля — суточные кочевки: до 1.5 тыс. птиц пролетает ежедневно к Санкт-Петербургу и обратно. В октябре кочевки переходят в миграции, идущие до ледостава в юго-западном направлении, регистрируется до 3 тыс. чаек за 250—260 ч наблюдений.

62) Клуша (*Larus fuscus* L.) — обычный кочующий пролетный вид. Основная масса клуш весной пролетает в первой половине апреля. В мае—июне здесь остается около 40 чаек этого вида. На летних кочевках несколько уступает по численности серебристой чайке. Осенью более многочисленна, регистрируется до 2.5 тыс. клуш, летит одновременно с предыдущим видом.

63) Сизая чайка (*Larus canus* L.) — обычный пролетный вид. Весной летит с серебристой чайкой, но менее интенсивно, до 50 птиц в день. На летних кочевках и осенью на пролете обычна, характер миграций и кочевок тот же, что и у других крупных чаек.

64) Озерная чайка (*Larus ridibundus* L.) — многочисленный пролетный и массовый гнездящийся вид. Весной интенсивные миграции в конце марта — первой половине апреля, за день до 150 чаек, летящих в восточном направлении. На гнездовье ежегодно отмечается около 400 пар, образующих колонии: на зарастающих мелководьях у Петровского пляжа и на островках водоема у защитных сооружений. На территории колоний чайки появляются уже в начале апреля, к строительству гнезд приступают в конце апреля, первые кладки — 29.04, но большинство кладок — в середине мая, последние кладки — в начале июня. Погибает около 20% гнезд, видимо, по причине обостренной конкуренции; отмечен гнездовой паразитизм среди чаек; яйца этого вида находили в гнездах хохлатой чернети и чомги; распространен паразитизм хохлатой чернети в гнездах озерной чайки. После вылупления, на 7—8 день, птенцы покидают колонию и держатся на ближайших участках плавней. Первые летные молодые — в конце июня. В конце июля—августе — кочевки: до 800 птиц за утренние часы наблюдений, совместно

с другими чайками. Осенний пролет наиболее заметен в 1—2 декадах октября, последние стаи проходят в ноябре.

65) Малая чайка (*Larus minutus* Pall.) — обычный гнездящийся вид. Весенний пролет не выражен, появляется 5—7 мая. Во 2—3-й декадах мая здесь держится до 30 пар. В 1990 г у Петровского пляжа найдены 15 гнезд, сроки начала откладки яиц: 25.05—5.06. Осенний пролет в сентябре.

66) Чеграва (*Hydroprogne caspia* Pall.) — в 1990 г отмечались одиночные птицы на кочевках в августе.

67) Черная крачка (*Chlidonias nigra* L.) — обычный гнездящийся вид. Появляется одновременно с малой чайкой. В мае—июне здесь держится до 140 крачек. В 1990 г найдены 2 колонии, всего до 60 гнезд. Сроки начала откладки яиц, 25.05—18.06, основная масса птиц приступает к гнездованию в начале июня, от разорения гибнет до 25% кладок. Птенцы вскоре после вылупления покидают территорию колонии. Летные молодые — в конце июля. Вскоре птенцы покидают данный район.

68) Полярная крачка (*Sterna paradisaea* Pontop.) — в июле 1990 одиночные птицы держались у Коровьего пляжа.

69) Речная крачка (*Sterna Hirundo* L.) — обычный гнездящийся вид. Весной появляется в конце апреля. На весеннем пролете в первой декаде мая отмечается за 30—40 ч наблюдений до 200 крачек в одиночку или стаями по 10—15 особей, летящих вдоль берега на восток. В мае—июне над мелководьями охотится около 100 особей. В 1990 г. на островах озера и на насыпях у Коровьего пляжа найдены 25 гнезд этого вида; большинство кладок появилось с 25.05 по 10.06. Среди гнезд, расположенных на насыпях, погибло до 40%. Вскоре после вылупления родители переводили свое потомство в более безопасные места водоема. Обычна речная крачка на кочевках в августе с чайками, когда ежедневно отмечается до 180 крачек. Последние крачки держатся до конца сентября.

70) Малая крачка (*Sterna albifrons* Pall.) — обычный гнездящийся вид. На насыпях в 1990 г найдена колония из 30 гнезд этого вида. Свежие кладки с 25.05 по 25.06. Около 40% гнезд разорены собаками, серой вороной. Здесь же гнездились 5 пар речных крачек, 6 пар малого зуйка и 1 пара галстучника. После подъема молодых на крыло большинство птиц отлетает, последние встречи отмечены в середине августа.

ОСНОВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВОДНО-БОЛОТНОЙ ФАУНЫ

Авиафауна изучаемого района отличается большим разнообразием, здесь отмечены 70 видов водоплавающих и околоводных птиц, т. е. около 80% представителей этой группы, зарегистрированных в Ленинградской области. Это обусловлено: 1) расположением Невской губы на стыке **таежных** и более южных округов, согласно зоогеографическому **делению** Мензбира (Мензбир, 1882); 2) разнообразием и **большим объемом** прибрежных биотопов (см. выше). Совместное действие этих факторов определяет широкое представительство бореальных, бореально-полярных видов (здесь и далее мы пользуемся терминологией Кишинского-Кишинский, 1985) видов, а также птиц, имеющих широкое распространение в Палеарктике (табл. 1), причем большинство южных

Водно-болотные птицы Невской губы

Виды	Пролетные	Гнездящиеся	Залетные
Арктические	Тундровый лебедь		Канадская казарка
	Гуменник		Бургомистр
	Белолобый гусь		Полярная крачка
	Пискулька		
	Белошекая казарка		
	Черная казарка		
	Морская чернеть		
	Синьга		
	Морянка		
	Золотистая ржанка		
	Тулес		
	Малый веретенник		
	Чернозобик		
	Кулик-воробей		
	Белохвостый песочник		
	Песчанка		
	Круглоносый плавунчик		
Бореальные, бореально- гипоарктические	Чернозобая гагара	Связь	
	Кликун	Чирок-свистунок	
	Шилохвость	Хохлатая чернеть	
	Гоголь	Большой крохаль	
	Луток	Средний крохаль	
	Турпан	Галстучник	
	Большой улит	Черныш	
	Средний кроншнеп	Фифи	
	Мородунка	Турухтан	
	Клуша	Вальдшнеп	
Южные	Серый гусь	Широконоска	Шипун
	Большой веретенник	Чирок-трескунок	Чеграва
		Красноголовый нырок	Серая цапля
		Лысуха	
		Пастушок	
		Чибис	
		Малая крачка	
		Черная крачка	
Широко распространённые	Большой кроншнеп	Чомга	
	Кулик-сорока	Выпь	
	Сизая чайка	Кряква	
		Коростель	
		Погоныш	
		Малый зуек	
		Травник	
		Перевозчик	
		Бекас	
		Серебристая чайка	
		Озерная чайка	
		Малая чайка	
		Речная крачка	

видов появились здесь и стали многочисленными в течение последнего столетия (Мальчевский, Пукинский, 1983); только чирок-трескунок и широконоска были обычны на побережьях Невской губы в конце прошлого века (Бихнер, 1884; Мензбир, 1895; Бианки, 1907) и, видимо, являются более ранними вселенцами. Третьим фактором, определяющим лицо местной орнитофауны, является прохождение здесь Балтийского пролетного пути (БПП) (Кумари, 1983), чем обусловлено присутствие 21 арктического вида. Благодаря этому же фактору здесь преобладают пролетные виды (около 50% видового состава): почти все арктические, большая часть бореальных и бореально-гипоарктических, несколько южных и широко распространенных видов (см. табл. 1). Гнездящиеся виды представлены преимущественно широко распространенными (13 видов), южными (8 видов) и бореальными, бореально-гипоарктическими (10 видов). К залетным формам относятся как арктические (3 вида), так и южные (3 вида), а также канадская казарка — неарктический вид, акклиматизированный в ряде стран Западной Европы. Несомненно преобладание мигрантов и в количественном отношении: среди 35 тыс. встреченных нами за весь период водно-болотных птиц 88% — пролетные особи. Кроме того, БПП способствует проникновению сюда на гнездовые южных видов, которые впервые стали гнездиться в окрестностях Санкт-Петербурга именно в угодьях, лежащих на БПП (Баровский, 1906; Бианки, 1923; Мальчевский, Пукинский, 1983).

МИГРАЦИИ ВОДНО-БОЛОТНЫХ ПТИЦ

Для северного побережья Невской губы отмечены все три вида миграций, характерных для водно-болотных птиц Северо-Запада (Носков и др., 1965). Наиболее многочисленны речные утки, чернети, лебеди, гуси, кулики и чайки.

Весенняя миграция начинается с появления первых полыней и заканчивается в начале июня (Носков и др., 1965). Можно выделить 4 фенологических периода с группами характерных видов (табл. 2, рис. 1, 2). Первый период — с появления полыней до полного освобождения акватории ото льда. Характерен наиболее высокий уровень воды; во второй период происходит понижение уровня воды до установления весеннего минимума; третий период характеризуется минимальным уровнем воды; в четвертый период характерен высокий уровень воды с периодическими спадами, идет интенсивный рост болотной растительности. Для ряда массовых мигрантов (кликуна, тундрового лебедя, хохлатой и морской чернети, кряквы) характерны длительные остановки и накопления стай; они отлетают дальше с мигрантами следующего периода. Большинство же птиц стартует после непродолжительного отдыха и пролетает в основной массе в их характерный

Весенние миграции: видовой состав и сроки пролета

Период		1	2	3	4
Сроки периодов	1989 г 1990 г	25.03 — 12.04 20.03 — 8.04	13.04 — 27.04 9.04 — 20.04	28.04 — 10.05 21.04 — 5.05	11.05 — 5.06 6.05 — 1.06
Виды мигрантов	Массовые	Кликун Кряква Свиязь Гоголь Серебристая чайка Озерная чайка	Малый лебедь Хохлатая чернеть Клуша	Белолобый гусь Морская чернеть Фифи Перевозчик Речная крачка	Чернозобик Кулик-воробей Белохвостый песочник Турухтан Черная крачка
	Обычные	Большой крохаль Чибис Сизая чайка	Чомга Гуменник Шилохвость Средний крохаль Большой кроншнеп Бекас	Широконоска Чирок-свистунок Чирок-трескун Красноголовый нырок Малый зуек Травник Большой улит Черныш	Черная казарка Морянка Синьга Турпан Гоголь Коростель Погоныш Щеголь Средний кроншнеп
Виды мигрантов	Малочисленные и редкие	Луток	Выпь Серый гусь Вальдшнеп	Пискулька Галстучник	Белошекая казарка Мородунка Большой веретенник Малый веретенник Песчанка Малая чайка Малая крачка

период. Наиболее короткие остановки отмечаются у куликов — только в дни с низким уровнем воды, когда обнажаются обширные отмели. Строго транзитными являются гуси, казарки, турпан, синьга и морянка. Пути пролета весной весьма разнообразны (см. рис. 2). Большинство мигрантов появлялось со стороны Кронштадта. Наибольшая концентрация отдыхающих птиц приходилось на мелководьях от Морской до Петровского пляжа — 5—7 тыс. особей; хохлатая и морская чернети (до 4 тыс. особей) концентрировались также на взморье напротив Васильевского острова. После старта часть мигрантов следовала к Сестрорецку (крохали, чернети, гоголи), другие птицы уходили через северные пригороды Санкт-Петербурга в восточном направлении (свиязи, лысухи, большинство куликов, чайковые). Лебеди и большинство

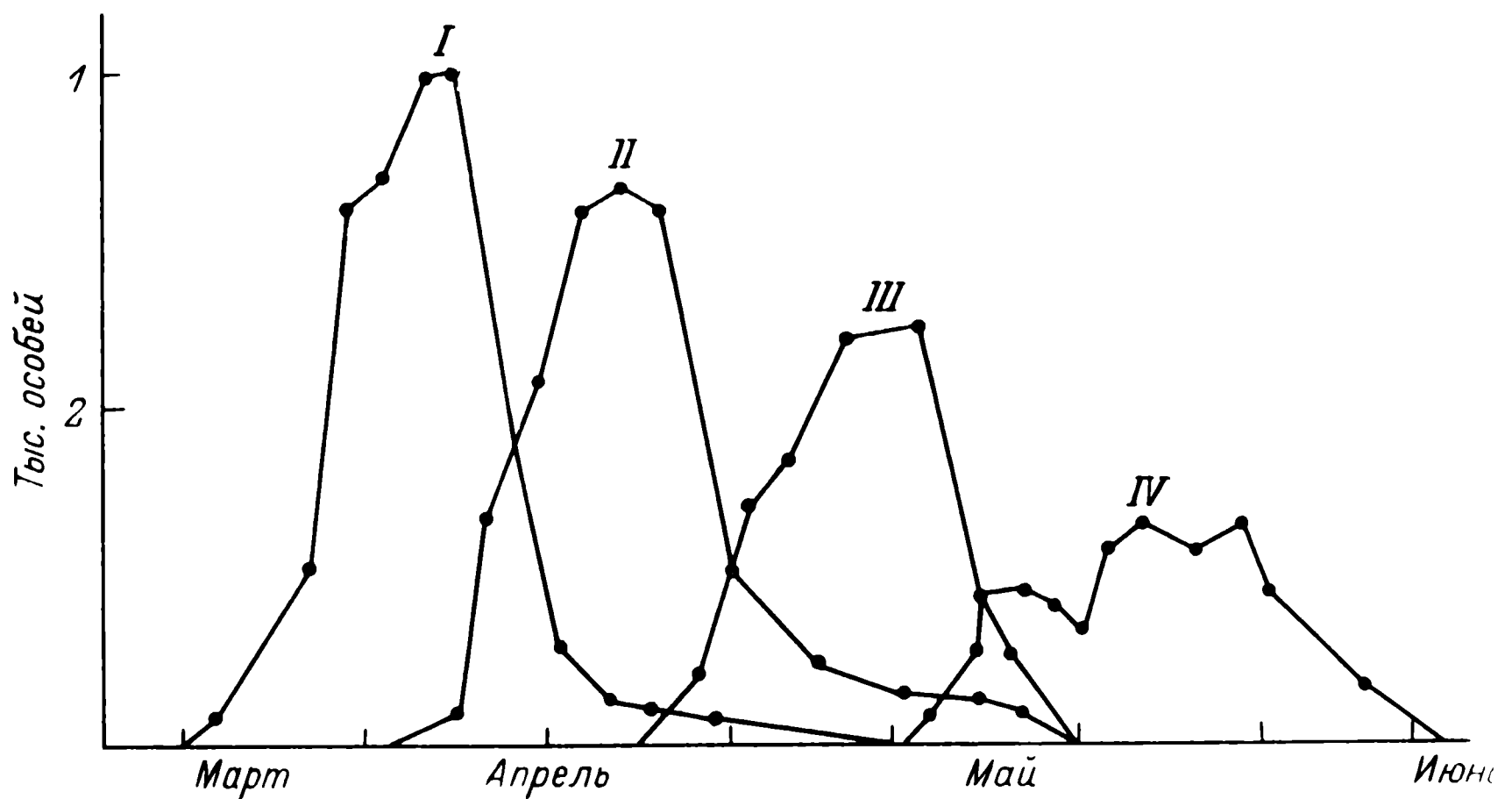


Рис. 1. Сроки и интенсивность весенней миграции:
I, II, III, IV — кривые мигрантов 1, 3 и 4-го периодов пролета

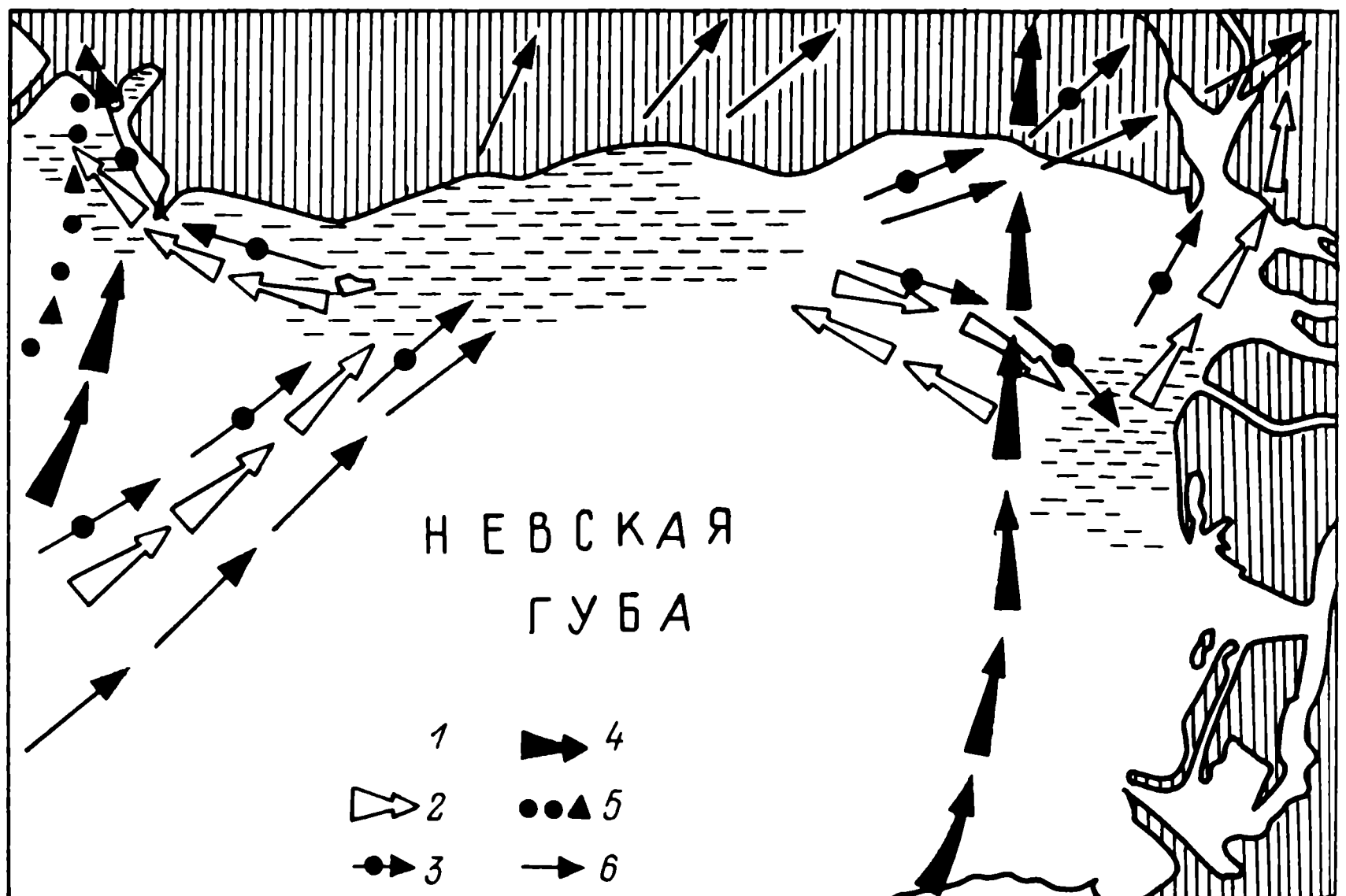


Рис. 2. Направление весеннего пролета:

1 — места стоянок водно-болотных птиц, стрелками обозначены пути пролета 2 — лебедей, 3 — речных уток и чернетей, 4 — гусей и казарок, 5 — морских нырков, 6 — куликов и чирков

речных уток отлетали в обоих направлениях. Песочники стартовали строго на север, в сторону Карельского перешейка. Транзитная миграция казарок и морских нырков шла по линии Крон

Летние миграции: видовой состав и сроки пролета

Период		1	2	3
Сроки периодов	1989 1990	6.06--22.06 5.06--23.06	23.06--15.07 24.06--15.07	16.07--10.08 16.07--11.08
Массовые	Массовые	Кряква Чирок-свиистунок	Хохлатая чернеть Гоголь	Синьга Турпан
В И Д Ы	Обычные	Связь	Красноголовый нырок	
	Малочислен- ные	Шилохвость Чирок-трескунок	Большой крохаль Средний крохаль	

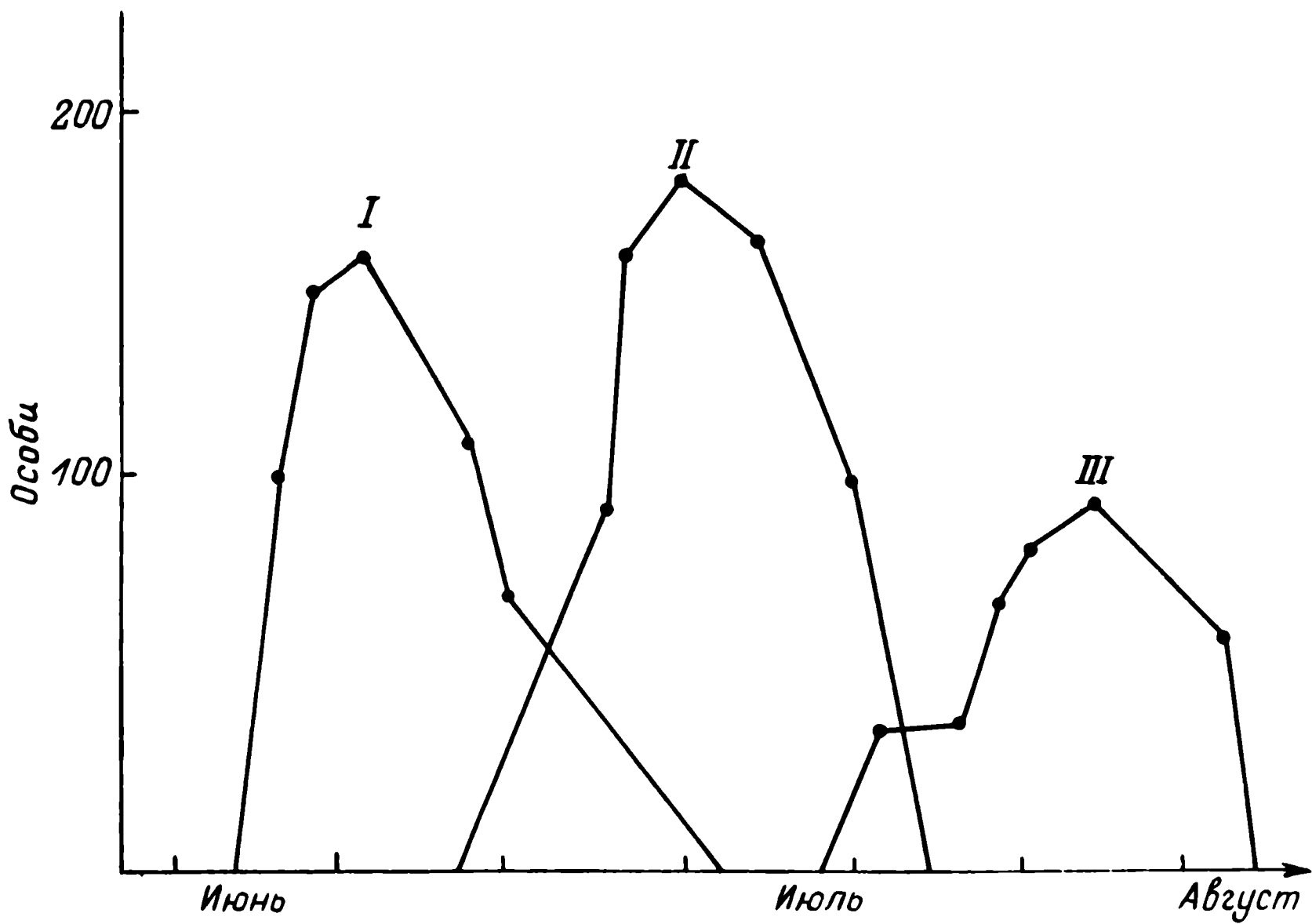


Рис. 3. Сроки и интенсивность летнего пролета на линьку:
I, II, III — кривые численности мигрантов 1, 2 и 3-го периодов пролета

штадт—Горская—Сестрорецк. Серый гусь и гуменник в апреле также следовали в этом направлении, но в очень малом числе; большая часть стай, видимо, оседает на Пулковских высотах, где наблюдаются в последние десятилетия массовые стоянки гусей (данные Храброго). В начале мая, во время массового старта с Пулковских высот, регистрируется интенсивный пролет стай белолобого гуся по линии Сосновая Поляна — Ольгино.

Летние миграции селезней, ряда речных уток, чернётёй, морских нырков и крохалей происходят в июне—июле (табл. 3, рис. 3). Большинство птиц появлялось со стороны Лахты и после остановки

Осенние миграции: видовой состав и сроки пролета

Период		1	2	3	4
Сроки пролета	1989 г. 1990 г.	25.06 – 15.08 24.06 – 14.08	16.07 – 10.09 15.07 – 8.09	11.09 – 9.10 9.09 – 7.10	10.10 – 30.11 8.10 – 30.11

ВИДЫ	Массовые	Травник Черныш Фифи Перевозчик	Кряква Чирок-свистунок	Гуменник Белолобый гусь	Хохлатая чернеть Морская чернеть Гоголь Морянка Синьга Турпан Серебристая чайка Клуша Озерная чайка
	Обычные	Большой улит Щеголь Большой кроншнеп Бекас	Гоголь Бекас Речная крачка	Серый гусь Бекас Лысуха Чернозобик	Чомга Кликун Тундровый лебедь Черная казарка Кряква Чирок-свистунок Большой крохаль Средний крохаль Сизая чайка Чернозобая гагара
	Малочисленные и редкие	Чибис Средний крохаль		Тулес Золотистая ржанка Белохвостый песочник Кулик-воробей Песчанка	

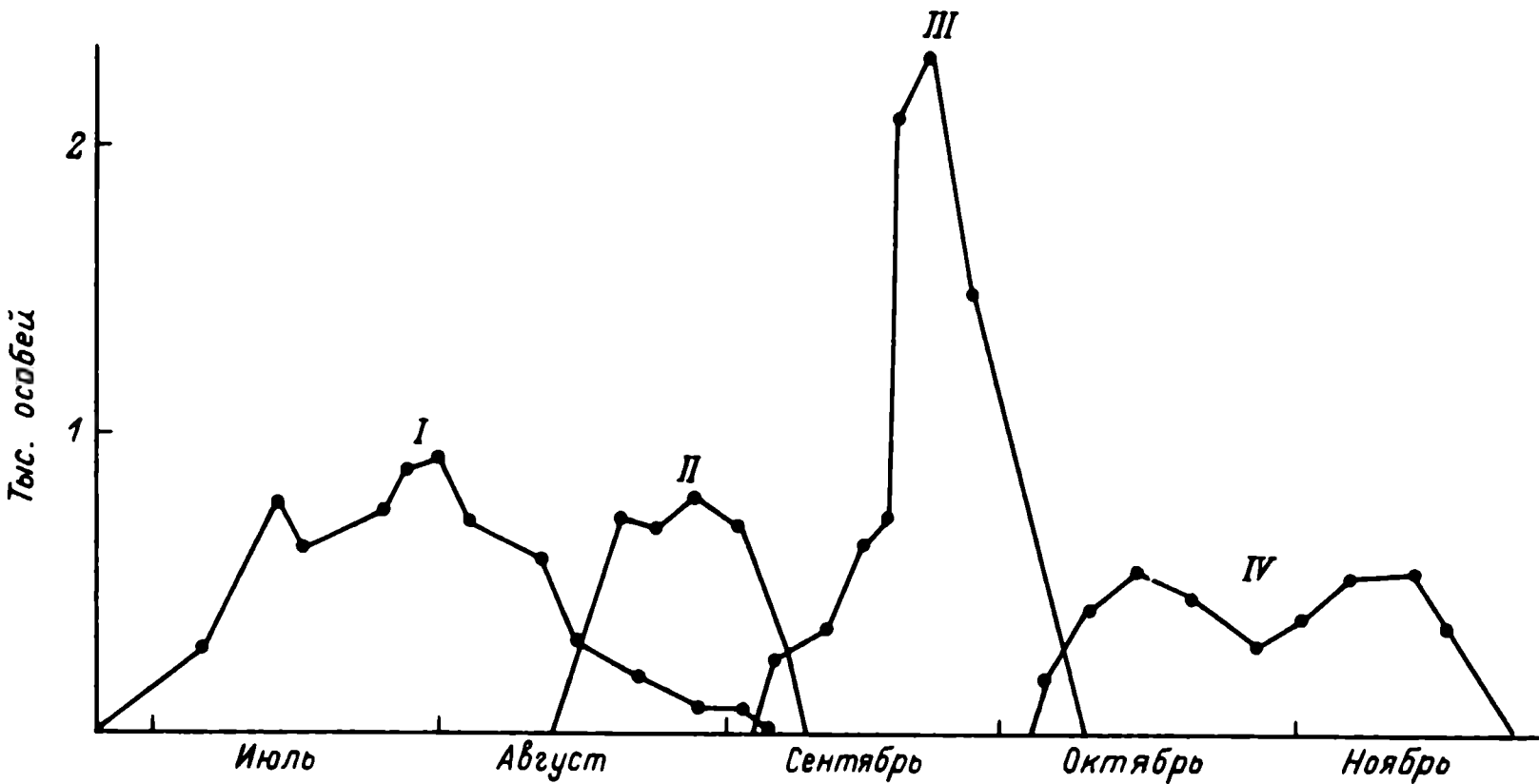


Рис. 4. Сроки и интенсивность осенней миграции:
I, II, III — кривые численности мигрантов 1, 2, 3, 4 и 5-го периодов пролета

уходило к Кронштадту. Только для гоголя и части ранних стай кряквы характерен пролет в восточном направлении. Стоянки речных уток и чернетей приурочены к зарастающим мелководьям; синьги, турпаны и крохали держались на открытых участках акватории напротив Петровского пляжа.

Летне-осенний пролет на зимовку продолжается около 5 месяцев, с конца июня до самого ледостава. Можно выделить 5 основных периодов с группами характерных видов (табл. 4, рис. 4). Пролету речных уток и лысух предшествовало накопление стай, начавшееся в последних числах июля; в течение августа здесь держалось до 350 крякв, в 250 чирков-свистунков и до 200 лысух: это в основном молодые птицы из подлетающих выводков. Для чаек в августе отмечены массовые суточные кочевки на кормежку в город (до 3 тыс.) и на ночевку на Финский залив за защитные сооружения (до 3.5 тыс. особей). Большинство мигрантов летело со стороны Лахты и к Кронштадту (рис. 5). Отдыхающие речные

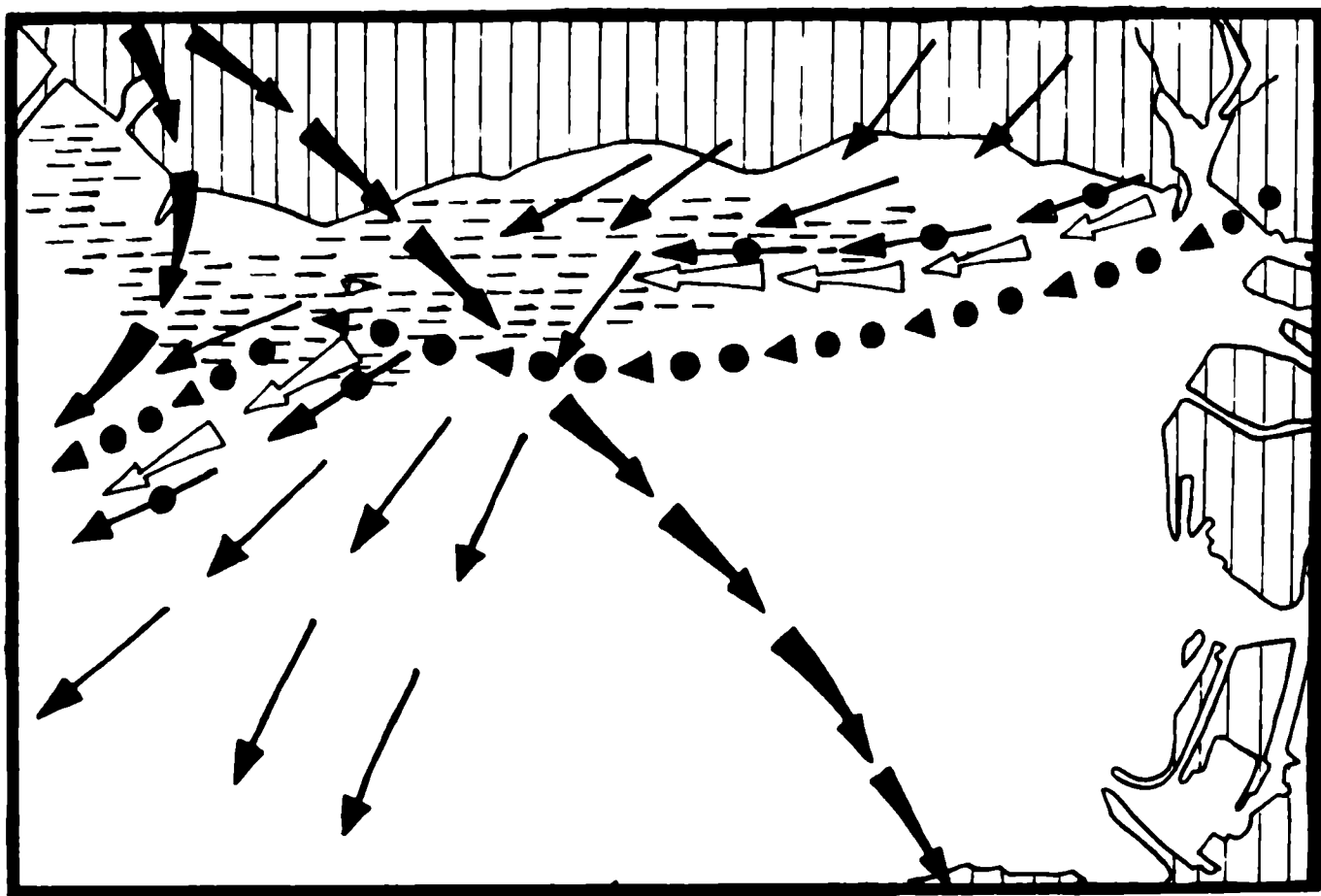


Рис. 5. Направления летних и осенних миграций
Условные обозначения — как на рис

утки, лысухи, поганки отмечались на мелководьях вдоль всей береговой линии; основные стоянки куликов в июле—августе — на отмелях у острова; в сентябре песочники и другие северные кулики держались у Коровьего пляжа. Нырковые утки и гагары останавливались на открытых участках акватории. Транзитные стаи гусей и черной казарки появлялись со стороны Сестрорецка; у Коровьего пляжа большинство птиц поворачивало и уходило к Кронштадту; отдельные стаи двигались к Пулково, где, видимо, делали остановку. Лебеди появлялись как со стороны Лахты, так и со стороны Сестрорецка и следовали к Кронштадту; отмечались стоянки только небольших групп лебедей.

Как видно, летние миграции, характерные для небольшого числа видов, наименее интенсивны и проходят в наиболее сжатые сроки. Сроки осенней миграции почти в 2 раза превышают сроки весенней, но общий поток мигрантов весной интенсивней, чем осенью. Так, число речных уток, нырков, лебедей, зарегистрированных весной, в 3 раза больше, чем осенью. Это объясняется тем, что осенью многие мигранты летят южнее Невской губы (Носков и др., 1965), однако многие кулики и гуси осенью гораздо многочисленнее, чем весной. Куликов в июле—августе сюда привлекают обширные отмели, обнажающиеся при спаде воды, а гуси вообще более многочисленны в области осенью (Мальчевский, Пукинский, 1983). Возможно, это объясняется тем, что большинство гуменников и белолобых гусей, весной летящих через центр России, осенью отлетает по БПП (Приклонский, Тихомиров, 1989).

Сравнивая сроки пролета в 1989—1990 гг. с очень ранней весной и затяжной осенью с многолетними данными (Носков и др., 1965; Мальчевский, Пукинский, 1983), можно отметить, что летние миграции характеризуются наиболее постоянными сроками, так как погодно-климатические условия в это время наиболее стабильны и перемещения на линьку, как известно, определяются только эндогенной ритмикой, а весной и осенью сроки пролета корректируются фенологическими условиями, которые сильно различаются в разные годы. Наиболее сильно это влияет на рано прилетающих и поздно отлетающих птиц.

ОСОБЕННОСТИ ЛЕТНИХ ОРНИТОКОМПЛЕКСОВ

Помимо большого видового разнообразия, для местных орнитокомплексов характерен широкий набор видов с различной стациональной и кормовой специализацией (табл. 5), что обусловлено разнообразием и большим объемом стаций. Доминируют эвритопы (кряква, озерная чайка) и виды, гнездящиеся на мелководье (хохлатая чернеть, лысуха, чомга, черная крачка). Это обусловлено тем, что все другие стации часто посещаются людьми. Среди доминирующих видов наиболее многочисленны чайковые, так как колониальность, как известно, дает им ряд преимуществ: наиболее полное использование лучших участков стаций, эффективное предупреждение об опасности и защита гнезд. Среди неколониальных птиц хохлатая чернеть, заселяющая зарастающие мелководья, преобладают над кряковой, имеющей широкий спектр гнездовых стаций. Кряква имеет очень растянутый период начала гнездования — с 10.04 по 1.07; в это время она селится на всех прибрежных участках. Это позволяет крякке избегать конкуренции с другими видами и снижать внутривидовую конкуренцию при большом числе размножающихся самок. Однако при этом гибнет от разорения большое число кладок — до 60—65%; особенно велика гибель в период массовой инкубации — конец апреля первая половина мая, когда нет маскирующей растительности.

Распределение гнезд водно-болотных птиц в 1989—1990 гг.

Станция	Неколоннальные виды	Число гнезд	Колониальные виды	Число гнезд
Песчаные и каменистые островки и побережья	Малый зуек	11	Озерная чайка	181
	Галстучник	1	Серебристая чайка	1
	Перевозчик	3	Речная крачка	25
	Средний крохаль	1В	Малая крачка	30
Заболоченный лес	Кряква	15		
	Чирок-свистунок	4		
	Вальдшнеп	?		
	Черныш	?		
	Большой крохаль	2В		
Приморские луговины	Кряква	26		
	Свиязь	1		
	Чирок-трескунок	1		
	Широконоска	1		
	Коростель	10?		
	Погоныш	10?		
	Пастушок	1?		
	Фифи	1		
	Травник	2		
	Турухтан	?		
	Бекас	1		
Заболоченные мелководья и сплавины	Чомга	48	Озерная чайка	401
	Выпь	1	Малая чайка	15
	Хохлатая чернеть	82	Черная крачка	60
	Красноголовый нырок	1		
	Кряква	10		
	Лысуха	41		

Примечание ? — гнездование предполагается, В — встречены только выводки.

и побережье часто посещается рыбаками. Часть самок, потерявших кладку, в начале июня гнездится повторно на плавинах и кочкарниках. Хохлатая чернеть гнездится только на редко посещаемых участках сплавин и кочкарников, которые освобождаются от воды очень поздно и в мае периодически затапливаются, поэтому чернеть гнездится в основном во 2—3 декадах июня. В это время маскирующая растительность максимально развита, а уголье редко посещается рыбаками. В отличие от кряквы, которая при появлении человека затаивается, взлетает из-под ног и долго не возвращается к гнезду, чернеть заранее незаметно сходит с гнезда, отплывает на 25—30 м и при первой возможности садится на кладку. Этому способствует расположение гнезд на кочках с хорошим обзором и присутствие селезней на ближайших от гнезда участках плесов, которые предупреждают об опасности голосом позами беспокойства, сопровождают самок после схода с гнезда. После ухода человека у гнезда первым часто появляется селезень; это наблюдалось у 60% гнезд. Селезни держались у гнезд вне зави-

симости от степени насыщенности кладок до 2-й декады июля. Благодаря этим особенностям гибель кладок чернети от разорения очень низка — до 10%, однако при резких подъемах воды в 1-й декаде июля 1990 г. погибло до 60% гнезд. Видимо, такие катастрофы носят случайный характер, поэтому узкая специализация хохлатой чернети определяет ее превосходство на всей рассматриваемой территории над кряквой, которая менее приспособлена к гнездованию на зарастающих мелководьях, а в иных стациях подавляющая масса ее гнезд гибнет от разорения Лысуха и большая поганка строят хорошо защищенные от разорителей и паводков гнезда, но менее многочисленны. Это компенсируется большим репродуктивным успехом этих видов — гибнет до 15% яиц и молодых, а у лысухи, вероятно, и способностью к повторному гнездованию (Мальчевский, Пукинский, 1983).

Среди чайковых количественные отношения видов несколько иные (табл. 6). Преобладание определяется способностью образовывать крупные, плотные и хорошо защищенные колонии, поэтому озерная чайка, благодаря гнездовой и кормовой пластичности, способности к дальним кормовым перемещениям, значительно превосходит более узкоспециализированные виды (Бородулина, 1959). Ранние сроки прилета и гнездования, пластичность гнездостроения позволяют этому виду занимать лучшие участки и наиболее полно их использовать, так как благодаря растянутости сроков размножения там, сменяя друг друга, появляются кладки разных пар. Общий отход кладок составил 20%, что преимущественно вызвано обострением конкуренции в наиболее плотных участках колонии. Колонии речной, малой и черной крачек, малой чайки насчитывают здесь 15—20—30 пар (см

Таблица 6

Видовой состав, количество гнезд в колониях
(групповых поселениях)

Колония 1	Число гнезд	Колония 2	Число гнезд	Колония 3	Число гнезд
Озерная чайка	180—221	Озерная чайка	?—181	Малая	?—30
Малая чайка	?—15	Серебристая чайка	1—1	крачка	
Выпь	1—?			Речная	?—15
Чомга	4—6	Речная крачка	?—10	крачка	
Кряква	1—2	Кряква	1	Малый зуек	?—6
Широконоска	1—0	Хохлатая чернеть	0—1		
Связь	1—0	Травник	?—1	Галстучник	0—1
Чирок-трескунок	0—1	Колония 4			
Хохлатая чернеть	5—6	Черная крачка	?—21	Колония 5	
Красноголовый		Хохлатая чернеть	?—1	Черная	?—39
нырок		Поселение 6		крачка	
Фифи	1—?	Хохлатая чернеть	12-29	Поселение 7	
Травник	?—1			Чомга	6—8

Примечание В графе «число гнезд» первая цифра — число гнезд в 1989 г. вторая — в 1990 г., ? — число гнезд не учтено.

табл. 6). располагаются на менее благополучных участках, не занятых озерной чайкой, и защищены хуже. Здесь играют большую роль рассредоточенность и незаметность гнезд, криптическая окраска яиц. Погибает до 40% кладок речной и малой крачек и до 25% — черной. Птенцы этих видов почти сразу (на 3—4 сутки) переводятся родителями на более безопасные участки угодья, что у озерной чайки наблюдается позднее. Черная крачка, заселяющая зарастающие мелководья, преобладает над речной и малой крачками, обитающими на насыпях у Коровьего пляжа, легкодоступных для наземных хищников.

Тенденция к общественным поселениям отмечена также и у одиночно гнездящихся видов. Во-первых, это групповые поселения, отмеченные у хохлатой чернети и чомги. На наиболее труднодоступных участках мелководий концентрируется основная масса гнезд этих видов, т. е. решается проблема рационального использования выгодных репродуктивных участков и предупреждения об опасности. Отсутствие защиты компенсируется совершенством маскировки, скрытым поведением и малочисленностью «колоний». Сразу после вылупления выводки рассредотачиваются, что снижает пищевую конкуренцию. Такая «колониальность» дает хохлатой чернети дополнительные преимущества перед кряковой. Проявлением тенденции к общественным поселениям является также поселение одиночно гнездящихся видов в колониях чайковых, где их гнезда хорошо защищаются хозяевами колонии. Наиболее много спутников в колониях озерной чайки (см. табл. 6). Виды-спутники начинают гнездиться в колониях озерной чайки после их окончательного формирования и после того, как в центральных частях появляются первые свободные места. Гибель кладок большинства видов-спутников от разорения здесь ниже, чем на других участках, и близка к нулю.

С тенденцией к общественным поселениям связан гнездовой паразитизм. Он обусловлен обострением конкуренции в колониях; в результате часть особей теряет гнездовую территорию, а интенсификация жизненных циклов в колониях стимулирует высокую половую активность этих птиц (Линг, 1959). Регулярные потери кладки могут приводить у них к ослаблению инстинкта гнездостроения и насиживания, а, следовательно, к откладке яйца в готовое гнездо соседа. Это распространено у хохлатой чернети, гнезда которой страдают от затопления, и у озерной чайки, в колониях которой конкуренция наиболее обострена. Наиболее развит внутривидовой паразитизм, отмеченный только у вышеуказанных видов в периоды массового гнездования (табл. 7), когда обострена внутривидовая конкуренция. Межвидовой паразитизм, отмеченный и у других видов (см. табл. 7), наблюдается чаще в колониях озерной чайки в конце мая — начале июня, когда здесь есть еще ненасиженные кладки этого вида, и уже интенсивно вселяются другие виды. Из-за несогласованности сроков откладки яиц паразита и хозяина и различий в биологии размножения большая

Анализ смешанных кладок

А. Внутривидовой паразитизм

Вид	Число яиц в кладке	Число кладок
Хохлатая чернеть	13	1
	14	3
	16	1
	17	2
	20	1
Озерная чайка	5	5
	6	3
	7	2

Б. Межвидовой паразитизм

Вид-хозяин	Вид-паразит	Число яиц хозяина	Число яиц паразита
Озерная чайка	Хохлатая чернеть	3	2
		4	3
		5	4
		2	4
Хохлатая чернеть	Озерная чайка	6	2
		5	3
		8	4
Большая поганка	Хохлатая чернеть	4	3
Большая поганка	Озерная чайка	6	5
Большая поганка	Хохлатая чернеть	5	3
	+		6
	Озерная чайка		
	Хохлатая чернеть	4	5
Большая поганка	+		
	Озерная чайка		7

часть яиц и птенцов паразита погибает, т. е. факультативный паразитизм играет роль регулятора численности, поддерживая ее на определенном оптимальном уровне.

Важной особенностью летних орнитокомплексов является присутствие большого числа не размножающихся птиц. Наиболее многочисленны крупные чайки, которых привлекает сюда обилие антропогенных кормов. Очень характерны также в мае — первой половине июня кряквы (до 150 птиц), хохлатая чернеть (до 250 птиц) и другие утиные, большинство их к началу июля покидает данный район. С начала августа здесь снова начинает возрастать численность кряквы, чирка-свистунка, лысухи за счет подлетающих выводков. Стайки этих птиц держатся здесь до начала отлета.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ: АНТРОПОГЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА ОРНИТОКОМПЛЕКСЫ

Антропогенное воздействие здесь представлено: а) фактором беспокойства и прямым преследованием, б) загрязнением акватории промышленными стоками, что приводит к эвтрофикации и повышению содержания в воде вредных примесей. Сейчас наиболее сильное воздействие оказывает первая составляющая, создающая крайне неблагоприятные условия для размножения большинства птиц. Влияние загрязнения пока не столь однозначно. Визуально последствий прямого воздействия химзагрязнения на птиц не отмечено, но этот вопрос требует отдельного изучения. Эвтрофикация же приводит к увеличению биомассы водорослей и, следовательно, к росту продуктивности на всех трофических уровнях. Благодаря запрету купания упала посещаемость пляжей, которые стали интенсивно зарастать водно-болотной и луговой растительностью, чему способствует вынос больших масс мертвой органики, т. е. происходит увеличение полезной для водно-болотных птиц площади. Под влиянием всего комплекса факторов складываются условия, весьма благоприятные для взрослых птиц, но малопригодные для размножения. Можно утверждать, что изменения сильнее должны затрагивать местных, чем пролетных птиц. Для последних, по сравнению с данными 1959—1965 гг. (Носков и др., 1965), отмечено: 1) изменение сроков летней и осенней миграций, связанное с теплыми погодными условиями 1989—1990 гг.; 2) весной и осенью большее число птиц летит по линии Лисий Нос — Сестрорецк и обратно, огибая обширные районы новостроек на севере Петербурга; 3) в связи с намывкой грунта в Лахте стоянки водно-болотных птиц переместились к Морской — Лисьему Носу и отмелям у Васильевского острова; 4) уменьшилось число мигрантов (особенно гусей) и увеличилась частота залетов птиц, гнездящихся севернее или в западных районах Балтики, что связано с общими изменениями в орнитокомплексах Северной Европы.

Так как отсутствуют данные по летним орнитокомплексам этого района за предыдущие годы, то можно лишь предположить, что антропогенный пресс должен вызвать: 1) уменьшение числа гнездящихся птиц при увеличении летующих (кряквы, серебристой, сизой и озерной чайки), осваивающих антропогенные корма; 2) среди гнездящихся более уязвимы неколониальные виды; благополучны только заселяющие зарастающие мелководья хохлатая чернеть, чомга, лысуха; 3) у колониальных, наоборот, самым массовым останется эвритоп — озерная чайка; стабильная численность может сохраниться у заселяющих зарастающие мелководья малой чайки и черной крачки; усилятся общая тенденция к общественным поселениям, конкуренция, гнездовой паразитизм; 5) редкие виды могут частично сохраниться только под прикрытием колоний.

ЛИТЕРАТУРА

- Баровский В. В. Лысуха в пределах С.-Петербургской губернии // Отт. из Ежегодника Зоол. музея имп. Акад. Наук.— СПб., 1907 12 с.
- Бианки В. Л. Список птиц С.-Петербургской губернии // Отт. из Ежегодника Зоол. Музея имп. Акад. Наук.— СПб., 1907 72 с.
- Бианки В. Л. Четвертое и последнее дополнение к списку птиц С.-Петербургской губернии 1907 года и новые данные о более редких видах // Отт. из Ежегодника Рос. Акад. Наук.— Петроград, 1923. 75 с.
- Бихнер Е. Птицы С.-Петербурга.— СПб., 1884. 45 с.
- Бородулина Т. Л. Экологические особенности чайковых в связи с колониальным гнездованием // Тез. докл. 2-й Всесоюзн. орнитол. конфер.— М., 1959 Ч. 2. С. 37—41.
- Гагинская Е. Р. О миграциях птиц на южном побережье Финского залива // Итоги орнитологических исследований в Прибалтику.— Таллин, 1967 С. 45—50.
- Зубакин В. А. Изучение колониальности у птиц, задачи и перспективы // Теоретические аспекты колониальности у птиц.— М., 1985. С. 2—5.
- Кищинский И. И. Понятие о гипоарктической и зоарктической авифаунах // Тезисы докл. VII Всесоюзн. орнитол. конфер.— Киев, 1977 Ч. 1. С. 65—67
- Кумари Э. В. Ленинградская область в системе миграций птиц Северной Европы // Сообщения Прибалт. комиссии по изучению миграций птиц, № 14. Тарту, 1983. С. 7—14.
- Линг Р. О. О гнездовых сообществах в смешанных колониях водоплавающих птиц // Тезисы докл. 2-й Всесоюзн. орнитол. конфер.— М., 1959. Ч. 2 С. 45—47
- Мензбир М. А. Орнитологическая география Европейской России.— М., 1882 Ч. 1. 185 с.
- Мензбир М. А. Птицы России. Изд. 2-е.— М., 1895. 225 с.
- Носков Г. А., Гагинская Е. Р., Каменев В. М. Миграции птиц в восточной части Финского залива // Сообщения Прибалт. комиссии по изучению миграции птиц, № 13.— Тарту, 1965. С. 30—42.
- Носков Г. А., Москалев В. А. Орнитокомплексы водно-болотных угодий Ленинградской области // Водно-болотные угодья и водоплавающие птицы. Таллин, 1967 С. 12—20.
- Приклонский С. Г. Тихомиров В. Н. Окский заповедник // Заповедники европейской части РСФСР.— М., 1989. Ч. 2. С. 78—92.

Summary

S. A. Kouzov

WATER-FOWL BIRDS NORTHERN BANK OF NEVSKI BAY

Water-fowl birds are well presented in the examined area. There are boreal, boreal-hypoarctic, arctic, southern and widespread birds. Migrants are the greatest group in ornithofauna (88% of account of all registered individuals), because the White sea-Baltic Migration Way are crossing this territory. All kinds of migrations are well expressed, there are spring and autumn migrations and the summer travel of ducks, pochards and sea ducks to moult places. We are pointing out a great variety of navigation directions of different species. Swans, ducks, pochards and gulls prevail in spring period. Gees, sea ducks, waders and gulls are dominating migrants in autumn. We observe large account of breeding birds with different biotopical specializations (31 breeding species). A Dominant of examined ornitho-complexes is *Larus ridibundus*. *Podiceps cristatus*, *Anas platyrhynchos*, *Aythya fuligula*, *Larus minutus*, *Chlidonias nigra* may be cited as numerous common species. 3 social tendencies are well expressed. There are: 1) Many species try to breed in colonies of *Larus ridibundus*; 2) *Aythya fuligula* and *Podiceps cristatus*

form monospecial collectiv breedings ("colonies") in some optimal biotops;
3) Facultativ breeding parazitism of *Larus ridibundus*, *Aythya fuligula* and some other birds increase in colonies and cooperating breedings. These tendencies are caused by nonlimited food resources and the deficiency of appropriate breeding territory. Increasing of the antropogen press may destroy these ornitocomplexes in nearest future.

УДК 568.2:551.763.3

Л. А. Несов, А. В. Пантелеев

Санкт-Петербургский государственный университет
Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

О СХОДСТВЕ ОРНИТОФАУН ПОЗДНЕГО МЕЛА ЮЖНОЙ АМЕРИКИ И ЗАПАДА АЗИИ

В статье обсуждается присутствие энантиорнисов (*Enantiornithes*) и патагоптериксов (*Patagopterygiformes*) в орнитофаунах, датируемых коньяком (первая половина позднего мела) в Аргентине (формация Рио-Колорадо) и в Узбекистане (биссектинская свита). Присутствие в обеих орнитофаунах энантиорнисов достаточно легко объяснить известной, по крайней мере для некоторых из этих птиц, способностью к полету и их уже установленным широким распространением в мелу (в Австралии, Южной и Северной Америке, а также в Центральной Азии). Для неспособных к полету патагоптеригид в качестве одного из наиболее вероятных направлений расселения можно предполагать путь из Азии с преодолением океана Тетис с попутными пассатными течениями, например, на плавающей древесине, в Северную Африку, а затем через еще не вполне раскрывшуюся Атлантику в Южную Америку: Описывается "*Enantiornis*" *walkeri* sp. nov. и "*E.*" *martini* sp. nov. (*Enantiornithes*) из коньяка Узбекистана.

В сентябре 1991 г. авторы провели поиски остатков птиц и млекопитающих мелового периода в местонахождении Джиракудук, расположенном в Центральных Кызылкумах, на территории Бухарской области Узбекистана (см. Несов, 1990, 1992 и ссылки в этих работах). В обнажениях ЦБИ-14 и ЦБИ-5а, относящихся, соответственно, к средней и верхней частям биссектинской свиты (=тайкаршинской пачки), датируемых коньяком (Несов, 1990), за 30 человеко/дней было найдено 27 костей птиц, часть которых описывается в данной статье (см. рис. 2).

Достаточно обычными в коллекции оказались довольно длинные коракоиды с вертикально вытянутым супракоракоидным отверстием, глубокой ямкой с задней стороны, не имеющие прокоракоида, и не с углублением, а с выступом на контакте с лопаткой. Все эти признаки, а особенно последний из них, считаются характерными для птиц группы *Enantiornithes*, принимаемой в ранге особого подкласса (Walker, 1981) или же включаемой в качестве группы меньшего ранга в подкласс *Sauriurae* (Martin, 1983).

Впервые группа *Enantiornithes* была установлена на материалах из верхов верхнего мела (маастрихт) Аргентины (Walker, 1981)

Позже указывалось присутствие остатков этих птиц в коньяке Кызылкумов (Несов, Боркин, 1983, фиг. 7; Несов, 1984, табл. 8, фиг. 5; Несов, Ярков, 1989, рис. 1, 2; Несов, 1992, табл. I, фиг. 3.6, табл. II, фиг. 2.6; Nesson, 1992, fig. 2 W, X, Y, Z, AA, BB; fig. 4 A—E), из них лишь *Sazavis prisca* Nesson (Несов, Ярков, 1989) и *Kizylkumavis cretacea* Nesson, 1984 были формально описаны. Кроме того, энантиорнисы известны еще из верхней части нижнего мела (альб) Австралии (Molnar, 1986), коньяка Аргентины (формация Рио-Колорадо, Bonaparte, 1991), кампана Мексики и Монголии (Brodkorb, 1976; Elzanowski, 1977, 1981; Martin, 1983) и позднего маастрихта Вайоминга, США (неописанная плечевая кость в коллекции Музея палеонтологии университета Калифорнии, Беркли). Высказываются мнения о принадлежности к энантиорнисам Avisauridae из позднего мела Северной Америки, впервые описанные как тероподные динозавры (см. Norman, 1990; Chiappe, 1991; Chiappe, 1992a; L. D. Martin, pers. comm. of 1991), подкрепляющиеся недавней находкой частично сочлененного скелета *Avisaurus* (Т. Н. Hutchison, pers. comm. of 1992). Следует проверить и возможность принадлежности рода *Zhyraornis* (*Zhyraornithi*: *Zhyraornithidae*) к *Enantiornithes*, а не к *Ichthyornithiformes*.

Энантиорнисы, насколько это сейчас известно, были достаточно разнообразными по размеру тела и характеру адаптаций. Среди них известны мелкие птицы размером с некрупных представителей славковых и дроздовых (например, *Nanantius* альба Австралии и *Kizylkumavis* коньяка Узбекистана) и существенно более крупные формы как с тонкими, длинными цевками (Walker, 1981, fig. 2cA), так и с короткими и толстыми *tarsometatarsi* (Walker, 1981, fig. 2cB). Для маастрихтских энантиорнисов характерна редукция IV метатарсалии (специфическая эволюционно продвинутая черта), однако наличие этого признака у более ранних представителей той же эволюционной ветви пока не доказано.

Обычно принимается, что энантиорнисы не могли дать начало никаким группировкам современных птиц (Martin, 1983). Действительно, формы с сильной редукцией IV метатарсалии вряд ли могли дать начало птицам без выраженной редукции этого элемента. Однако ни наличие редукции отмеченной метатарсалии, ни ее степень для домаастрихтских птиц, стоявших в одной генеалогической линии с поздними энантиорнисами, пока не известны.

Для поздних энантиорнисов отмечается срастание метатарсалий прежде всего в их проксимальной части, тогда как у современных птиц срастание отмеченных элементов начинается прежде всего в средней и дистальной частях. Не является очевидной невозможность перехода в филогенезе от первого типа развития ко второму, особенно если учитывать, что для тероподных предков птиц, по-видимому, был характерен именно первый тип срастания.

Как уже указывалось, взаимоотношения суставов коракоида

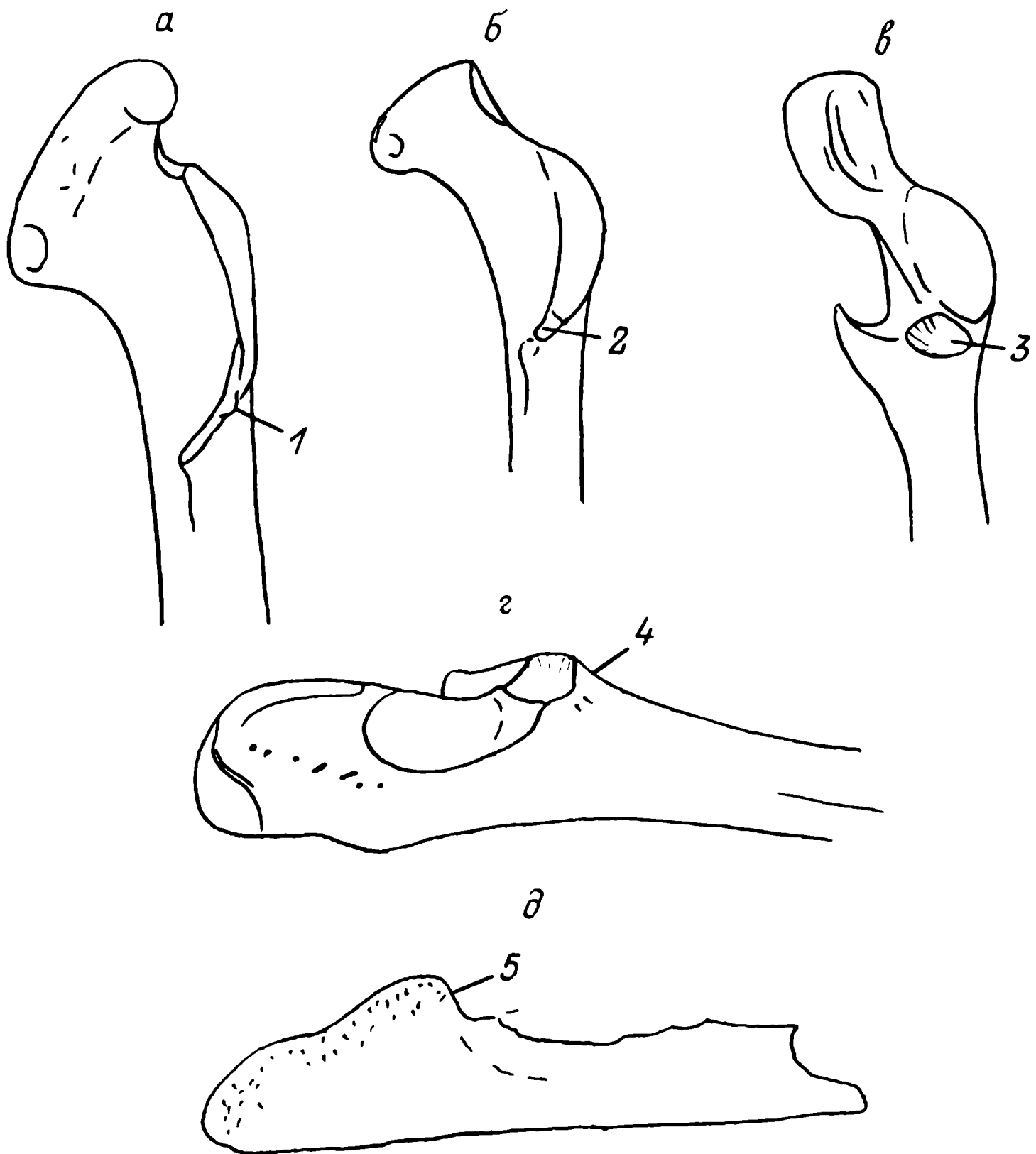


Рис. 1. Некоторые варианты области контакта коракоида с лопаткой у современных и древних птиц (схематично, без масштаба):

а — ямка на коракоиде отсутствует, на прокоракоиде и ее же маленький бугорок (1), образованный краем гленоидной впадины (*Corvus cornix*); *б* — очень маленькая («точечная»), почти плоская площадка на контакте с лопаткой (2) (*Dryocopus martius*); *в* — ямка на коракоиде имеется (3), прокоракоид хорошо развит (*Numenius arquata*); *г—д* — место крепления лопатки к коракоиду у современных птиц (*Pelecanus onocrotalus*) (*г*) и энантиорнисов («*Enantiornis*» *walkeri*) (*д*). 4 — склон бугорка с ямкой на вершине, 5 — склон бугорка, но без ямки на нем

(выступ) и лопатки (ямка) у энантиорнисов, с точки зрения кладизма, являются противоположными тому, что отмечается у большинства современных птиц (ямка на коракоиде и выступ на лопатке) (рис. 1, *г, д*), что как будто бы является дополнительным доказательством невозможности возникновения современных групп птиц от каких-либо энантиорнисов (Martin, 1983). Однако ямка на коракоиде птиц современного типа (если она есть) занимает небольшую площадь участка связи коракоида с лопаткой (рис. 1, *в*) и обычно располагается на более или менее выраженном выступе (рис. 1, *г*). Не у всех современных птиц имеется и сама ямка. Она отсутствует у просмотренных нами в коллекции Зоологического института РАН представителей Tinamiformes, Sulidae,

Phalacrocoracidae, Cathartidae, Falconidae, Columbidae, Strigiformes, Trogoniformes, *Caprimulgus europaeus*, Meropidae, Coraciidae, Upupidae, Bucerotidae (у них нет ямки на коракоиде, но есть выступ на лопатке). Capitonidae, Ramphastidae, Picidae, Passeriformes. Обращает на себя внимание, что в некоторых отрядах (Pelecaniformes, Falconiformes, Columbiformes, Caprimulgiformes) встречаются группы птиц как имеющие ямку на коракоиде, так и с отсутствием таковой. Это можно объяснить независимым возникновением отмеченной ямки в различных филогенетических ветвях. Менее вероятной мы считаем возможность реверса — ее исчезновения, при наличии у предков. Наше убеждение основывается на функциональной важности данного углубления на коракоиде для специфической фиксации коракоида и лопатки.

Отсутствие прокоракоида также не является уникальным для Enantiornithes. Из современных птиц без этого элемента обходятся поганки (Podicipitiformes), Capitonidae, Ramphastidae, Picidae; слабо выражен он у Galliformes, Passeriformes, *Caprimulgus europaeus*, некоторых видов бакланов (например, *Phalacrocorax aristotelis*). Обычно прокоракоид служит для увеличения площади контакта коракоида с лопаткой. Кроме того, на нем может крепиться связка с акрокоракоидом и вилочкой (lig. асгосогасо-прогосогасоидеум) (у некоторых групп окостеневающая) и связка с angulus medialis (изображения различных вариантов связи коракоид—лопатка—вилочка см. Fürbringer, 1888, taf. II, III). При отсутствии или слабом развитии прокоракоида эти связки крепятся на лопатке. Большая площадь контакта коракоида с лопаткой тоже не всегда необходима. У таких неплохо летающих птиц, как дятлообразные, площадь контакта настолько мала, что ее можно назвать «точечной» (рис. 1, б). Почти у всех групп современных птиц прокоракоид вытянут перпендикулярно «основному телу» коракоида или в направлении к акрокоракоиду. У Passeriformes прокоракоид направлен наоборот, в сторону angulus medialis (рис. 1, а).

Куриные (Galliformes) имеют коракоид с массивным коротким прокоракоидом и маленькой вытянутой ямкой на основании. На лопатке у этих птиц нет специального фиксирующего бугорка, лопатка прилегает к коракоиду либо краниальным краем гленоидной впадины (Tetraonidae, Phasianidae, Meleagrididae), либо участком между гленоидной впадиной и акромионом (Megapodiidae, Cracidae). Лопатка одним из этих участков как бы вдавливается в коракоид, отчего и образуется на нем ямка. У экземпляра взрослой сорной курицы (Megapodiidae: *Alectura lathamii*) из Зоологического института РАН (ЗИН № 4902/240—991) на коракоиде в области контакта с лопаткой ямка отсутствует, прокоракоид еще более короткий и массивный по сравнению с другими видами куриных и вся рассматриваемая область контакта очень похожа на таковую на коракоидах энантиорнисов.

Не является уникальным по морфологии и дистальный конец коракоида у энантиорнисов. У представителей некоторых групп отряда журавлеобразных (Gruiformes) имеется сходство с энантиорнисами по наличию на внутренней стороне коракоида длинной и глубокой ямки и по присутствию щелевидного супракоракоидального отверстия (такое отверстие, кстати, имеется у многих групп современных птиц). Эта ямка наиболее глубокая и длинная у трехперсток (Turnices: Turnicidae). Не столь глубокая она, но все же хорошо выраженная, — у ряда видов пастушковых (Grucae: Rallidae: *Porphyrio poliocephalus*, *Gallinula chloropus*, *Limnobaenus paykullii* и др.). Отмечена эта ямка еще у солнечной цапли *Eurypyga helios* (Eurypygae: Eurypygidae) и кариамы *Cariama cristata* (Cariamae: Cariamidae), однако у журавлеобразных проксимальный конец коракоида такого же типа строения, как у других современных птиц.

Таким образом, сами по себе морфологические признаки на коракоиде энантиорнисов не являются уникальными; уникально их сочетание, дополненное чрезвычайно простым строением проксимального конца. Ясно, что от этой ветви птиц, но на стадии еще без выраженной редукции IV метатарзалии, вполне могли произойти какие-то более поздние группы, однако имеющихся фактов совершенно недостаточно, чтобы уже сейчас наметить филогенетические связи энантиорнисов с какими-либо группами современных птиц.

Сильная поперечная расширенность части одного из найденных крестцов (рис. 2, *х-ш*) и сильное развитие его задней части характерно для птиц отряда Patagopterygiformes (Alvarenga, Bonaparte, 1992), известных по семействам Kuszholiidae из коньяка Джиракудука (Несов, 1992, рис. 1, *х-ш*) и Patagopterygidae кампанского (Chiappe, 1990) или, что вероятнее, коньякского возраста из Аргентины (Bonaparte, 1991; Chiappe, 1991, fig. 3B, Chiappe, 1992b; Alvarenga, Bonaparte, 1992). Остатки этих птиц первоначально были изображены без их формального описания в 1990 г. (Chiappe, 1990; Несов, 1990), причем крестец представителя Kuszholiidae из Джиракудука первоначально, на основе присутствия крупных плеуроцелей, был условно причислен к крупным Ichthyornithidae (Несов, 1990, рис. 2, 3), однако ихтиорнитиды не имеют столь сильно развитого последнего крестцового позвонка и мощных постзигапофизов на нем. Оба семейства (Kuszholiidae и Patagopterygidae), были описаны в 1992 г. (Несов, 1992; Alvarenga, Bonaparte, 1992), но отряд был установлен лишь на аргентинском материале (Alvarenga, Bonaparte, 1992). Общее сходство крестцов *Kuszholia* и *Patagopteryx* позволяет относить этих птиц к одному отряду Patagopterygiformes. Птицы этого отряда характеризуются дорсовентральной уплощенностью тел крестцовых позвонков, тогда как у энантиорнисов отмечается латеральная уплощенность крестца, т. е. у энантиорнисов и патогоптериксов характер уплощенности тел позвонков в крестцовом

отделе обратный. Следует отметить, что сильная дорзовентральная уплощенность тел крестцовых позвонков была и у *Platanavis* из коньяка Джиракудука (Несов, 1992) — очень мелкой птицы неясного систематического положения.

Патагоптериксы запада Азии были размером примерно с гуся (Несов, 1990, рис. 2, 3), хотя находки отдельных крестцовых позвонков позволяют допускать, что некоторые представители достигали величины некрупного нанду (Несов, 1992). В Южной Америке патагоптеригиформ был величиной приблизительно с некрупного петуха (см. Chiappe, 1990; Alvarenga, Bonaparte, 1992). Известные патагоптериксы были неспособными к полету и имели относительно длинную шею, высокие задние конечности. Довольно крупная задняя суставная поверхность последнего крестцового позвонка свидетельствует о значительной величине и мощности хвоста этих птиц.

Кроме энантиорнисов и патагоптериксов, в составе орнитофауны коньяка Джиракудука известны еще ихтиорнитида (Ichthyornithidae) и жираорнитида (Zhygaornithidae) (Несов, 1990, 1992), а также ряд мелких форм неясного систематического положения, которые, имея ямку на коракоиде на контакте с лопаткой, явно не принадлежат энантиорнисам. Патагоптериксы, энантиорнисы и ихтиорнисы пока найдены только в мелу, а остатки патагоптериксов, к тому же, до сих пор не известны за пределами Аргентины и Узбекистана.

На первый взгляд представляется достаточно странным, что орнитофауна коньякского времени теплых облесенных приморских низменностей запада древней Азии (Узбекистана) по наличию двух очень важных и явно доминирующих групп оказалась сходной с весьма удаленной фауной птиц того же возраста Южной Америки. Определенное значение в оценке этого факта имеет малая продолжительность коньяка, оцениваемая обычно всего в 1, 1.5 и 2 млн лет (для сравнения напомним, что продолжительность кампана обычно оценивается в 8—10 млн лет). Присутствие в обоих регионах энантиорнисов можно объяснить тем, что эта группа птиц была к середине позднего мела распространена все-светно или почти все-светно. Такое широкое распространение группы могло быть облегчено способностью к полету, по крайней мере, некоторых энантиорнисов (см. Walker, 1981). Присутствие на западе Азии и в Южной Америке нелетающих патагоптериксов объяснить труднее, прежде всего из-за явной изолированности Южной Америки от североамериканских массивов суши Панамским проливом с сильными течениями в западном направлении, определяемыми планетарной системой пассатных ветров. Эта изолированность и определяла хорошо известный очень сильный эндемизм меловых и кайнозойских фаун млекопитающих Южной Америки (см. Bonaparte, 1987; Marshall, Muizon, 1988), в значительной степени нарушенный лишь в маастрихте, а затем в неогене.

Одно из возможных объяснений присутствия патагоптериксов

в двух столь удаленных регионах может быть связано с расселением этой группы с юго-запада древней Азии на плавающих деревьях, переносившихся Тетическим течением на запад к северо-восточной окраине африканского массива суши, а вторым этапом — из Африки теми или иными способами через острова в раскрывающейся Атлантике — в Южную Америку. Обратный путь из Африки в Азию из-за направления Тетического течения следует считать невозможным. Маловероятен и путь из Азии в Южную Америку через Берингию или по тому же пути из Южной Америки в Азию, так как наиболее значительный термический максимум в высокоширотных областях был, как известно, достигнут только в позднем сантоне — раннем кампане, а на коньяк здесь приходится интервал с низкими температурами. Кроме этого, преодоление Панамского пролива с его мощным течением, направленным с востока на запад, в коньякское время или перед этим было, как уже указывалось для млекопитающих, очень затруднительным.

Вместе с тем, нам известен кратковременный термический максимум раннего турона, маркируемый началом отложения писчих мелов в море Русской платформы, слоем красноцветных пород (6 м) под толщей, отложенной в раннетуронскую трансгрессию в Джиракудуке, и слоями с теплолюбивыми хвойными под толщей, отложенной при солоноватоводной трансгрессии и в самой этой толще в ур. Канказган (немного западнее г. Тюлькели) в Северо-Восточном Приаралье. Но если даже патагоптериксы сумели преодолеть Берингию в начале турона, то остается трудный для разрешения вопрос о том, как же и когда преодолели они Панамский пролив, чтобы оказаться в коньякское время в Патагонии.

Одно из дополнительных обстоятельств, определяющих сходство известных элементов западноазиатской и южноамериканской орнитофауны, могло заключаться в сходстве былых биотопов близ мест, где происходило захоронение костей в Патагонии и на западе древней Азии. Судя по составу фауны и флоры коньяка Джиракудука (Несов, 1984, 1990, 1992) и позвоночным формации Рио-Колорадо (Bonaparte, 1991), в обоих случаях места захоронений были приурочены к теплым низменностям.

В заключение по проксимальным частям коракоидов описываются два новых вида энантиорнисов. Оба вида имеют отличия, которые могут являться родовыми, однако сохранность коракоидов далека от полноты, поэтому они пока условно отнесены к «*Enantiornis*».

ИНФРАКЛАСС ENANTIORNITHES WALKER, 1981

Отряд ENANTIORNITHIFORMES Martin, 1983

Семейство *incertae sedis*

Род *Enantiornis* Walker, 1981

«*Enantiornis*» *walkeri*, sp. nov.

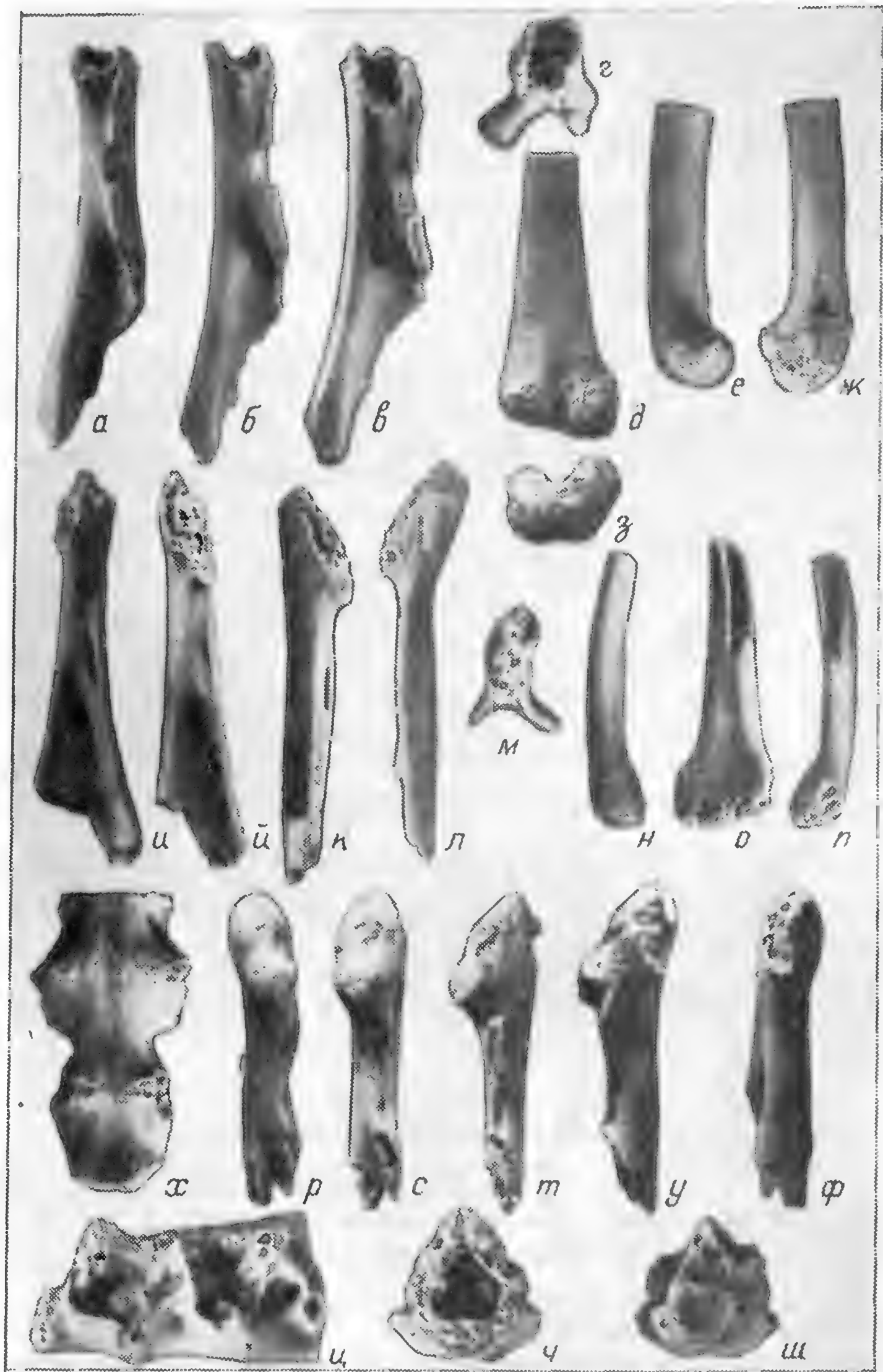


Рис. 2. Кости птиц из биссектинской свиты (верхний мел, коньяк) Джиракудука, Центральные Кызылкумы, Узбекистан:

а-г — коракоид *Enantiornithes*, РО № 4818, обн. ЦБИ-14: а — с медиальной стороны, б — с медиальной стороны и несколько сзади, в — сзади и несколько сверху, г — сверху, $\times 3.7$; д-ж — дистальная часть бедренной кости, РО № 4822, обн. ЦБИ-14; д — сзади, е — с медиальной стороны, ж — с латеральной стороны, з — снизу, $\times 2$; и-м — коракоид *Enantiornithes*, РО № 4819, обн. ЦБИ-14; и — сзади, й — сзади и несколько с латеральной стороны, к — с латеральной стороны, л — с медиальной стороны и несколько спереди, м — сверху, $\times 3.7$; н-п — дистальная часть плечевой кости, РО № 4810, обн. ЦБИ-14: н — снизу, о — с пальмарной стороны, п — сверху, $\times 1.5$; р-ф — коракоид «*Enantiornis*» *walkeri* sp. nov. (*Enantiornithes*), РО № 4825, обн. ЦБИ-5а: р — сзади и несколько с медиальной стороны, с — с медиальной стороны, т — с медиальной стороны и несколько спереди, у — спереди, ф — спереди и несколько с латеральной стороны, $\times 1.5$; х-ш — задняя часть крестца *Kuszholia* sp. (*Kuszholiidae*, *Patagopterygiformes*), РО № 1826, обн. ЦБИ-5а: х — снизу, ц — сверху, ч — вид на фрагмент спереди, ш — вид сзади на заднюю суставную поверхность крестца, $\times 0.7$.

Г о л о т и п — проксимальная часть левого коракоида (рис. 2, *р-ф*); Зоологический институт РАН, РО № 4825; обнажение ЦБИ-14, средняя часть биссектинской свиты (коньяк) Джиракудука, Центральные Кызылкумы, Узбекистан.

М а т е р и а л Только голотип.

О п и с а н и е Суставная поверхность гленоидной впадины не широкая, плавно переходящая в слабо выпуклую поверхность, связи коракоида и лопатки, также имеющую относительно не большую величину. Участок на переходе от гленоидной впадины к контактной площадке с лопаткой выступает в латеральном направлении слабо, а вырезка на медиальной стороне этого участка — неглубокая. Вертикальный гребень на передней стороне коракоида, под гленоидной впадиной (рис. 1. *ф*) слабый. Кость ниже участка связи с лопаткой относительно мощная. Супра коракоидное отверстие, судя по сохранившемуся его латеральному краю, было продольно вытянутым.

С р а в н е н и е. Отличается от *E. leali* Walker из маастрихта Аргентины (Walker, 1981, fig. 2aDE) более узкой областью, включающей гленоидную впадину и контактную площадку с лопаткой; эта область менее выступает латерально. Гребень спереди под гленоидной впадиной более слабый, чем у типового вида рода, супракоракоидное отверстие явно было не столь округлым; сама кость в области этого отверстия имела относительно большой диаметр.

З а м е ч а н и я Новый вид стоит, видимо, дальше от типового вида *E. leali* из маастрихта Аргентины в сравнении с другим видом из коньяка Джиракудука (Несов, 1992, табл. II, фиг. 2), также представленным проксимальным концом коракоида (ошибочно фрагмент был первоначально причислен к лопатке; этот новый вид описывается ниже).

«*Enantiornis*» *martini*, sp. nov.

Г о л о т и п — проксимальная часть правого коракоида (Несов, 1992, табл. II, фиг. 2); Зоологический институт РАН, РО № 4609; обнажение ЦБИ--14, средняя часть биссектинской свиты (коньяк) Джиракудука, Центральные Кызылкумы, Узбекистан.

М а т е р и а л Только голотип.

О п и с а н и е. Проксимальная часть коракоида довольно мощная, задний край области связи с лопаткой нависает и выступает назад сильнее, чем у «*E.*» *walkeri* sp. nov. Вырезка на медиальной стороне участка перехода от гленоидной впадины к скапулярной контактной площадке довольно глубокая, а латеральный край этого участка приострен. Вертикальный гребень на передней стороне коракоида, под гленоидной фасеткой, сильно выступает и протягивается далеко кверху, заканчиваясь приостренным бугорком.

С р а в н е н и е. Отличается от *E. leali* и «*E.*» *walkeri* более

сильным переднем гребнем, протягивающимся далеко вверх, более приостренным латеральным краем гленоидной фасетки. От «*E.*» *walkeri* новый вид отличается еще и значительным латеральным выступом гленоидной впадины, а от *E. leali* — существенно большей мощностью кости ниже участка контакта с лопаткой.

Распространение Приморские низменности коньякского времени на западной окраине Азии.

«*Enantiornis*» *walkeri* и экз. РО № 4819 (рис. 2, и—м) чрезвычайно сходны по морфологии коракоида и отличается главным образом размерами. Если данные коракоиды сравнивать с костями сов, то «*E.*» *walkeri* по размеру будет соответствовать болотной сове (*Asio flammeus*), а экз. РО № 4819 — сплюшке (*Otus scops*). «*E.*» *martini* несколько мельче «*E.*» *walkeri*, примерно с ястребиную сову (*Surnia ulula*).

Коракоид № 56/11915 (ЦНИГРмузей) (Несов, Боркин, 1983, фиг. 4), найденный ранее на том же местонахождении, в обнажении ЦБИ-14, значительно отличается от «*E.*» *walkeri* и экз. РО № 4819 наличием изгиба дистальнее супракоракоидального отверстия и формой самого отверстия (длинное, узкое). Возможно, *E. leali*, экз. № 56/11915 и два новых вида с экз. РО № 4819 принадлежит, по меньшей мере, трем разным линиям в развитии группы.

Среди материалов, собранных в 1991 г., есть и другие кости *Enantiornithes*, но худшей сохранности (РО № 4818 (рис. 2, а—г), РО № 4821 и ряд других). Обилие остатков энантиорнисов среди находок костей птиц позднемелового возраста Аргентины (Walker, 1981) и Средней Азии указывает на обычность или даже доминирование этих птиц в орнитофаунах рассматриваемых регионов.

ЛИТЕРАТУРА

- Несов Л. А. Птерозавры и птицы позднего мела Средней Азии // Палеонтол. журн. 1984. № 1. С. 47—57
- Несов Л. А. Мелкий ихтиорнис и другие находки костей птиц в биссектинской свите (верхний мел) Центральных Кызылкумов // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1990. Т. 210. С. 59—62.
- Несов Л. А. Обзор местонахождений остатков птиц мезозоя и палеогена СССР и описание новых находок // Русск. орнитол. журн., 1992. Т. 1. № 1. С. 7—50.
- Несов Л. А., Боркин Л. Я. Новые находки костей птиц из мела Монголии и Средней Азии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1983. Т. 116. С. 108—110.
- Несов Л. А., Ярков А. А. Новые птицы мела-палеогена СССР и некоторые замечания по истории возникновения и эволюции класса // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1989. Т. 197. С. 78—97
- Alvarenga H. M. F. Bonaparte J. F. A new flightless landbird from the Cretaceous of Patagonia // Papers in avian paleontology honoring Pierce Brodkorb (ed. by K. E. Campbell, Jr.). — Los Angeles, 1992. P. 52—64.
- Bonaparte J. F. The Late Cretaceous fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina // Rev. Mus. Argent. Cien. Natur "Bernardino Rivadavia" e Inst. Nac. Invest. Cien. Nat., Paleontologia, 1987 Vol. 3. N 3. P. 163—169.

- Bonaparte J. F.* Los vertebrados fosiles de la Formacion Rio Colorado, de la Ciudad de Neuquen y Cercanias, Cretacico Superior, Argentina // *Rev. Mus. Argent. Cien. Natur. "Bernardino Rivadavia"* e *Inst. Nac. Invest. Cien. Nat. Paleontologia*, 1991. Vol. 4. N 3. P 16—123.
- Brodkorb P.* Discovery of a Cretaceous bird, apparently ancestral to the order Coraciiformes and Piciformes (Aves: Carinatae) // *Smithson. Contrib. Paleobiol.*, 1976. N 27. P 67—73.
- Chiappe L. M.* A flightless bird from the Late Cretaceous of Patagonia (Argentina) *Archosaurian Articulations*, 1990. Vol. 1. N 10. P 73—77.
- Chiappe L. M.* Cretaceous birds of Latin America // *Cretaceous Research*, 1991. Vol. 12. P 55—63.
- Chiappe L. M.* Enantiornithine (Aves) tarsometatarsi and the avian affinities of the Late Cretaceous Avisauridae // *J. Vert. Paleont.*, 1992a. Vol. 12. N 3. P 344—350.
- Chiappe L. M.* Las Aves Mesozoicas de la Argentina y su aporte al conocimiento de la temprana diversificacion de las Aves // *Ecognicion*, 1992b. Vol. 3. N 2. P. 9—11.
- Elżanowski A.* Skull of Gobipteryx (Aves) from the Upper Cretaceous of Mongolia // *Paleontol. Polonica*, 1977. N 37. P. 153—165.
- Elżanowski A.* Embryonic bird skeletons from the Late Cretaceous of Mongolia // *Palaeontol. Polonica*, 1981. N 42. P. 147—176.
- Fürbringer M.* Untersuchungen zur morphologie und systematik der Vogel. II Allgemeiner Theil.— Amsterdam, 1888. P. 831—1751.
- Marshall L. G., de Muizon Ch.* The dawn of the age of mammals in South America // *National Geographic Research*, 1983. Vol. 4. N 1. P. 23—55.
- Martin L. D.* The origin and early radiation of birds // *Perspectives in ornithology. Essays presented for the Centennial of the American Ornithologists' Union*. Cambridge, 1983. P. 291—338.
- Molnar R. E.* An enantiornithine bird from the Lower Cretaceous of Queensland, Australia // *Nature*, 1986. Vol. 322. N 6081. P. 736—738.
- Nessov L. A.* Mesozoic and Paleogene birds of the USSR and their paleoenvironments // *Papers in avian paleontology honoring Pierce Brodkorb*. Los Angeles, 1992. P 465—478.
- Norman D. B.* Problematic Theropoda: "Coelurosaurus" // *The Dinosauria* (ed. by D. B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmolska).— Berkeley, Los Angeles, Oxford, 1990. P 280—305.
- Ostrom J. H.* Some Hypothetical Anatomical Stages in the Evolution of Avian Flight // *Smithson. Contrib. Paleobiol.*, 1976. N 27. P. 1—21.
- Walker C. A.* New subclass of birds from the Cretaceous of South America // *Nature*, 1981. Vol. 292. N 5818. P 51—53.

Summary

L. A. Nessov, A. V. Panteleyev

ABOUT SIMILARITIES OF THE LATE CRETACEOUS ORNITHOFAUNAS OF SOUTH AMERICA AND WESTERN ASIA

The presence of enantiornithine and patagopterygiform birds in the Coniacian of Argentina (Rio Colorado Formation) and Uzbekistan (Bissekty Formation) is discussed. It is relatively easy to explain the presence of enantiornithines in both ornithofaunas as at least some birds of this group could fly and were found widely in the Cretaceous of Australia, South and North America and Central Asia (Mongolia) and western margin of ancient Asia (Uzbekistan). For flightless patagopterygiforms it is possible to hypothesize the widespreading from Asia with the crossing of the Thetys up to North Africa by passatic currents on floating woods and also across not very wide Atlantic between Africa and South America. New species related to the genus *Enantiornis* ("*E.* *walkeri* sp. nov., "*E.* *martini* sp. nov.) from the Coniacian of Uzbekistan are described.

УДК 568.2:551.781

А. В. Пантелеев, Л. А. Несов

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург
Санкт-Петербургский государственный университет

**МЕЛКИЙ ПРЕДСТАВИТЕЛЬ ТРУБКОНОСЫХ
(AVES: PROCELLARIIFORMES)
ЭОЦЕНА СРЕДНЕЙ АЗИИ**

По карпометакарпусу из верхов среднего эоцена Узбекистана (местонахождение Джерой II, Центральные Кызылкумы) описывается очень мелкий альбатрос *Murunkus subitus* gen. et sp. nov. который был размером с голубого буревестника. Это самый древний из известных представителей семейства Diomedidae.

В 1989 г. первым автором статьи был найден карпометакарпус птицы в отложениях верхней части среднего эоцена местонахождения Джерой II, которое было обнаружено Л. А. Несовым и А. О. Аверьяновым в 1987 г.

Данное местонахождение находится в Тамдинском районе Бухарской области Узбекистана, примерно в 7—10 км восточнее гор Актау, сложенных докембрийскими скальными породами. Это местонахождение помещается в котловине выдувания размером примерно 0.7×1.5 км среди относительно ровной местности, покрытой четвертичным щебнем и перевеваемыми ветром полужакрепленными растительностью песками. Эта котловина пересекается непосредственно старой дорогой из пос. Мурунтау в пос. Тамды. На небольшом расстоянии далее к северу от котловины дорога с песков переходит на невысокие скальные выходы палеозоя.

На северо-восточной окраине отмеченной котловины, слева от дороги, имеется небольшой песчаный карьер, а в 300 м восточнее его — группа небольших бульдозерных расчисток, обнажающих развеваемые ветром коренные выходы песчаников того же или несколько более низкого стратиграфического уровня. Сильные ветры обеспечивают интенсивную дефляцию и концентрацию костей на поверхности. Описываемая в статье пряжка найдена в самой крупной из отмеченных расчисток, явно на одном из самых низких стратиграфических уровней, доступных в данной местности для поисков.

На северо-западной окраине котловины, к западу от карьера, в основании видимого разреза обнажена глинистая толща 15 м мощности, ее нижняя часть сероватого цвета, а верхняя половина имеет в основном зеленоватые оттенки. Макроостатки организмов здесь нами не обнаружены. Выше залегает слой довольно плотных песчанистых известняков и карбонатных песчаников (1.5–2 м), в котором имеются немногочисленные слепки нор ракообразных и ризофоры. Еще выше лежит толща желтоватых песков и рыхлых песчаников (до 8 м мощности), нижняя половина их светлая (почти белая), а верхняя — желтовато-серая. Остатки акул, скатов и, видимо, пряжка птицы происходят с уровня 1–2 м выше подошвы этой песчанистой толщи. Ее верхи отчасти срезаны эрозией. В районе карьера и отмеченных расчисток данная толща перекрыта четвертичными эоловыми песками и щебнем.

В слое светлых песков, в котором найдена пряжка птицы, имеется большое количество мелких железистых конкреций (в основном диаметром 2–6 мм). Здесь же найдены тысячи зубов акул, скатов, остатков теплолюбивых костистых рыб, морских черепах (один род из Eochelyinae, другой, возможно, из иной группы) морских змей (2–3 родов, один из них принадлежит семейству Palaeorheidae), изредка здесь встречаются кости крокодилов и птиц. Отсюда происходят еще неописанные коракоид небольшого Chagadriiformes, цевка и локтевая кость от двух форм Rallidae, фрагмент плеча Coraciiformes, а также фрагменты челюстей ложнозубых птиц *Odontopteryx* sp. (Аверьянов и др., 1991) и неописанный затылочный мышцелок, тоже, возможно, от *Odontopterygia*. Примерно в 8 м выше, в верхах отмеченной толщи (но не в расчистке, а уже в самом карьере) в желтоватых песках, в ассоциации с зубами акул и костями лещеперых рыб была найдена дистальная часть тибиятарсуса *Zheroia kurochkini* (Несов, 1988).

Данные пески с остатками позвоночных являются, по всей видимости, прибрежной (чисто песчаной) фацией отложений, вскрываемых разведочными канавами в 30–40 км к востоку и юго-востоку от местонахождения Джерой II. В этих канавах обнажены зернистые фосфориты верхов среднего эоцена, содержащие остатки мелких (в основном молодых) и нередко фосфатизированных пелеципод, птеропод, а также фораминифер. В этой породе обнаружены остатки акул, скатов, континентальноводных черепах, птиц, изредка здесь встречаются и фрагментарные кости млекопитающих (см. Несов и др., 1987). Эти разведочные канавы принимаются как местонахождение остатков позвоночных Джерой I.

Учитывая общие палеогеографические данные, следует считать, что в конце среднего эоцена на месте захоронения описываемой в статье пряжки птицы располагалась относительно мелководная часть моря, к востоку шельф был глубже, а на месте гор Актау, видимо, располагалась островная суша. Соленость воды, судя по богатству фауны акул и скатов, была близкой к нормальной.

ной морской. Даже далеко от берегов, на местах отложения зернистых фосфоритов, колебательные движения воды при ветровом волнении достигали дна, проявляясь в полировке мелких раковин беспозвоночных. Присутствие крокодилов, двух форм морских черепах и, особенно, довольно крупных морских змей *Palaeorheidae*, а также остатков костистых рыб-кузовков (*Ostracionidae*), свидетельствует о круглогодичной достаточно высокой температуре вод. Судя по находкам морских змей, в самое холодное время года она не опускалась ниже 16 °С (см. Necht et al., 1974).

Перенос ионов железа с суши и осаждение его соединений на мелководьях свидетельствует о возможной определенной гумидности климата. В пользу такого климата на суше может свидетельствовать и обогащенность песков кварцем, что может быть результатом химического разрушения ряда относительно мало устойчивых минералов.

Отложение зернистых фосфоритов на удаленном от берега шельфе и необычайное разнообразие акул, скатов и костистых рыб в более прибрежных участках с песчаным дном, а также исключительное обилие костей и зубов в продуктивном слое местонахождения Джерой II свидетельствуют об очень высокой биопродуктивности в бассейне, по-видимому, связанной с поступлением к поверхности обогащенных биогенами апвеллинговых вод, которые, однако, в отличие от современных зон апвеллингов, имели достаточно высокую температуру. В районе осаждения зернистых фосфоритов отмечаются свидетельства массового осаждения личинок морских беспозвоночных, развитие огромного количества молодежи пелеципод, гастропод, птеропод, а затем массовой гибели этих животных, причем эти явления повторялись в истории бассейна многократно (Несов и др., 1987). Такие явления могут происходить при снижении содержания кислорода или отравлении метаболитами, продуцируемыми некоторыми планктонными организмами. Обе причины достаточно обычны для зон апвеллингов. Для данного местонахождения нельзя исключить гибель жабернодышащих позвоночных (рыб) от обеих из названных причин, тогда как тетраподы (включая птиц) могли погибать, вероятнее всего, от отравления метаболитами, накапливавшимися при движении по пищевым цепям. Наряду с этим могла происходить и естественная гибель позвоночных с постепенным накоплением их остатков в затишных участках дна.

Среднеэоценовое море территории Центральных Кызылкумов (см. Синицын, 1965) имело широкие связи с другими бассейнами, в частности с открытыми водами океана Тетис, что должно было обеспечивать морским птицам этих мест широкие возможности для миграций.

Найденный карпометакарпус (см. рис. 2) принадлежал представителю отряда *Procellariiformes*. По морфологии пряжки трубконосые отличаются от других близких к ним отрядов заметно меньшей поперечной шириной *trochlea carpalis*, отсутствием рас-

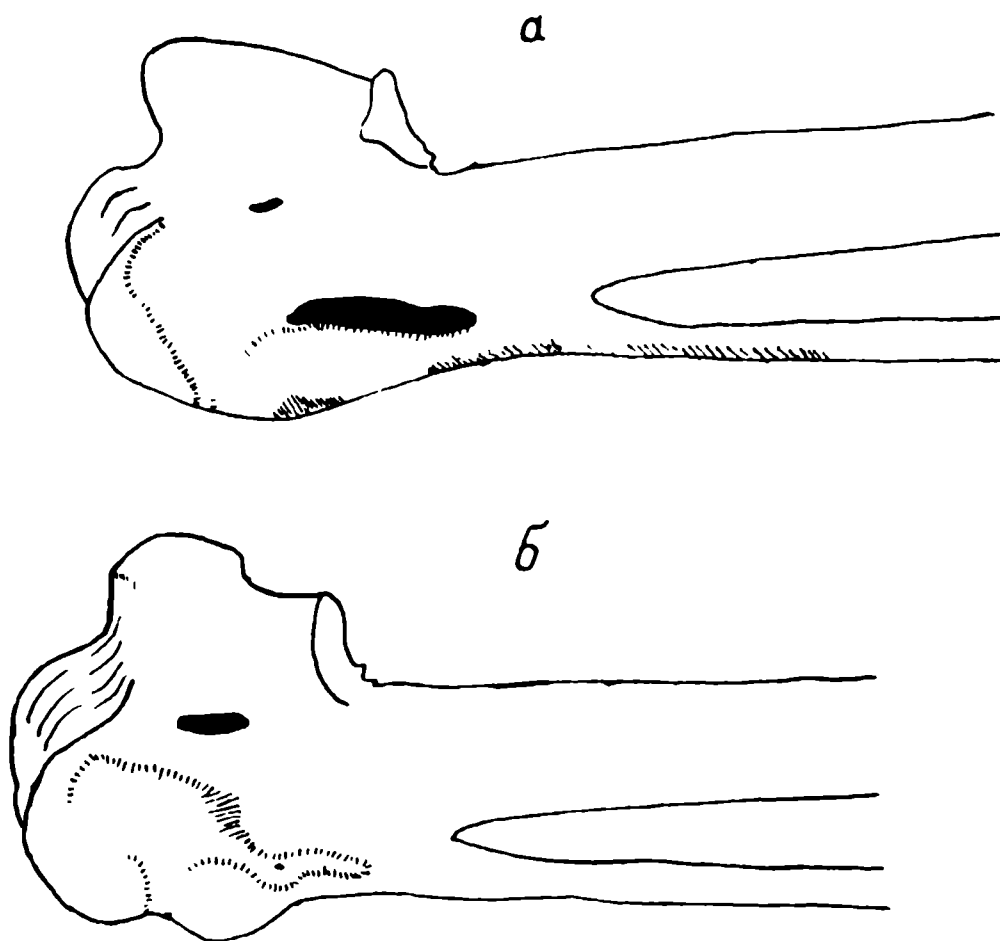


Рис. 1. Варианты морфоскульптуры проксимального конца карпометакарпуса у различных видов трубконосых:
 а — *Pelecanoides exul*; б — *Pagodroma nivea*

ширения проксимальной части *os metacarpale minus*, отсутствием *proc. pisiformis* или смещением его дальше от *proc. extensorius* и рядом других признаков.

Современных трубконосых можно разделить (без учета систематической принадлежности, а лишь по морфологии карпометакарпуса) на 6 группировок:

- 1 — роды *Diomedea*, *Phoebetria*;
- 2 — роды *Procellaria*, *Puffinus*;
- 3 — роды *Daption*, *Fulmarus*, *Halobaena*, *Macronectes*, *Pachyptila*, *Pagodroma*, *Priocella*, *Pterodroma*, *Thalassoica*;
- 4 — роды *Hydrobates*, *Oceanodroma*;
- 5 — роды *Garrodia*, *Oceanites*;
- 6 — род *Pelecanoides*.

Ниже перечислены характерные для группировок признаки.

I. Отношение полной длины пряжки к наибольшей ширине в области щели *spatium intermetacarpale*

- меньше 5.0 1
- больше 5.0 2

II. *Proc. extensorius* с дистальной стороны

- прямой (рис. 1, б) 1
- скошенный (рис. 1, а) 2

III. Край *facies articularis ulnocarpalis* с каудальной стороны

- прямой (рис. 1, а) 1
- волнистый (рис. 1, б) 2

IV. *Proc. pisiformis*

- отсутствует 1
- слабо заметен 2
- хорошо развит 3

- V Углубление на проксимальном конце с вентральной стороны
- отсутствует 1
 - сзади прос. pisiformis 2
 - проксимальнее отростка 3
 - сзади и проксимальнее отростка 4

VI. Сухожильный канал (sulcus tendineus) по краю metacarpale II

- по всей длине metacarpale II 1
- от дистального конца до середины, далее отклоняется к краниальной стороне 2

VII. Место крепления отростка прос. pisiformis

- смещено к дистальному концу и располагается напротив прос. alularis 1
- смещено к проксимальному концу и располагается напротив прос. extensorius 2

VIII. Место крепления III пальца

- слабо выдается и очень близко к месту крепления II пальца 1
- сильно выдается, расстояние между ним и местом крепления II пальца значительное 2

Из просмотренных различных классификаций и дендрограмм, составленных для отряда трубконосых (Peters, 1931; Kuroda, 1954; Jacob, Haerschelmann, 1982; Kuroda et al., 1990; Соколов, 1991) наша комбинация родов оказалась совпадающей со схемой, предложенной Куродой в 1954 г.: Diomedidae, Procellariidae (Puffininae, Fulmarinae), Hydrobatidae (shortlegged group, longlegged group), Pelecanoididae и с дендрограммой, рассчитанной Куродой с соавторами по генетическим данным Баррокло (см. Kuroda et al., 1990). Таким образом, наши группировки по морфологии карпометакарпуса могут иметь систематическое значение.

Найденная кость по всем признакам, кроме VI, соответствует 1-й группировке, в которую попадают лишь представители семейства альбатросовых.

Ископаемые остатки четвертичных и неогеновых представителей Diomedidae встречаются довольно часто. Однако из палеогена указана только одна плечевая кость от неопisanного еще

Характеристика группировок отряда трубконосых по морфологии карпометакарпуса

Группировки	Признаки							
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
1	2	2	1	3	4	2	2	2
2	2	1	1	3	1,2	1	1,1—2	1
3	2	1	2	1	1	1,1—2	1—2	2
4	2	2	2	2	1	1	1	1
5	1	2	1	2	2	1	1—2	1
6	2	2	1	1	3	1	1	1

вида, близкого к *Plotornis delfortrii* Milne-Edwards, 1874, найденная в верхнеолигоценовых отложениях Южной Каролины, США (Olson, 1985).

ОТРЯД PROCELLARIIFORMES FÜRBRINGER, 1888

Семейство DIOMEDEIDAE (GRAY, 1840)

Род *Murunkus* gen. nov.

Типовой вид — *Murunkus subitus* sp. nov.; карпометакарпус, ЗИН РО № 5113; конец среднего эоцена; Узбекистан, Центральные Кызылкумы, местонахождение Джерой II. Название типового вида от хребта Мурунтау, «кус» (казах.) — птица и *subitus* (лат.) — внезапный.

Диагноз. *Sulcus internus* очень низкий, едва возвышается над *metacarpale* II и не заходит на *facies articularis digitalis anterior*. От *spatium intermetacarpalis* идет ложбинка к нижней части основания *proc. pisiformis*. Поверхность *fossa carpalis anterior* горизонтальная. Мостик между *proc. pisiformis* и *fossa carpalis anterior* отсутствует.

Видовой состав. Известен только типовой вид.

Сравнение. В отличие от современных альбатросов (родов *Diomedea* и *Phoebetria*), у *Murunkus* щель *spatium intermetacarpalis* значительно шире (примитивный признак) и пропорциональна таковой у снежного буревестника *Pagodroma nivea*, *facies articularis ulnocarpalis* выдается очень слабо.

Описан еще ископаемый род *Plotornis* с двумя видами, но *P. arvernensis* (Milne-Edwards, 1867—1871) из миоцена (аквитана) Франции известен только по цевке и коракоиду (Cheneval, 1984), а *P. delfortrii* Milne-Edwards, 1874 из среднего миоцена Франции — по цевке и плечевой кости, что не позволяет произвести прямые сравнения с устанавливаемым нами родом.

Замечания. Род *Diomedea* известен в палеонтологической летописи со среднего миоцена. Все представители этого рода уже имеют крупные размеры. Самый мелкий из них — *Diomedea milleri* Howard, 1966 (Olson, 1985) — лишь немного меньше современного черноногого альбатроса *D. nigripes* Audubon, 1839 (Howard, Barnes, 1987) и значительно крупнее *Murunkus subitus*.

Птица, от которой описывается кость, была мелких размеров, примерно с голубого буревестника *Halobaena caerulea*, несколько меньше *Plotornis arvernensis* и в 2 раза меньше *P. delfortrii*.

Распространение Центральные Кызылкумы, конец среднего эоцена.

Murunkus subitus sp. nov.

Голотип — правый карпометакарпус; ЗИН, РО № 5113; Узбекистан, Центральные Кызылкумы, местонахождение Джерой II; конец среднего эоцена (рис. 2).

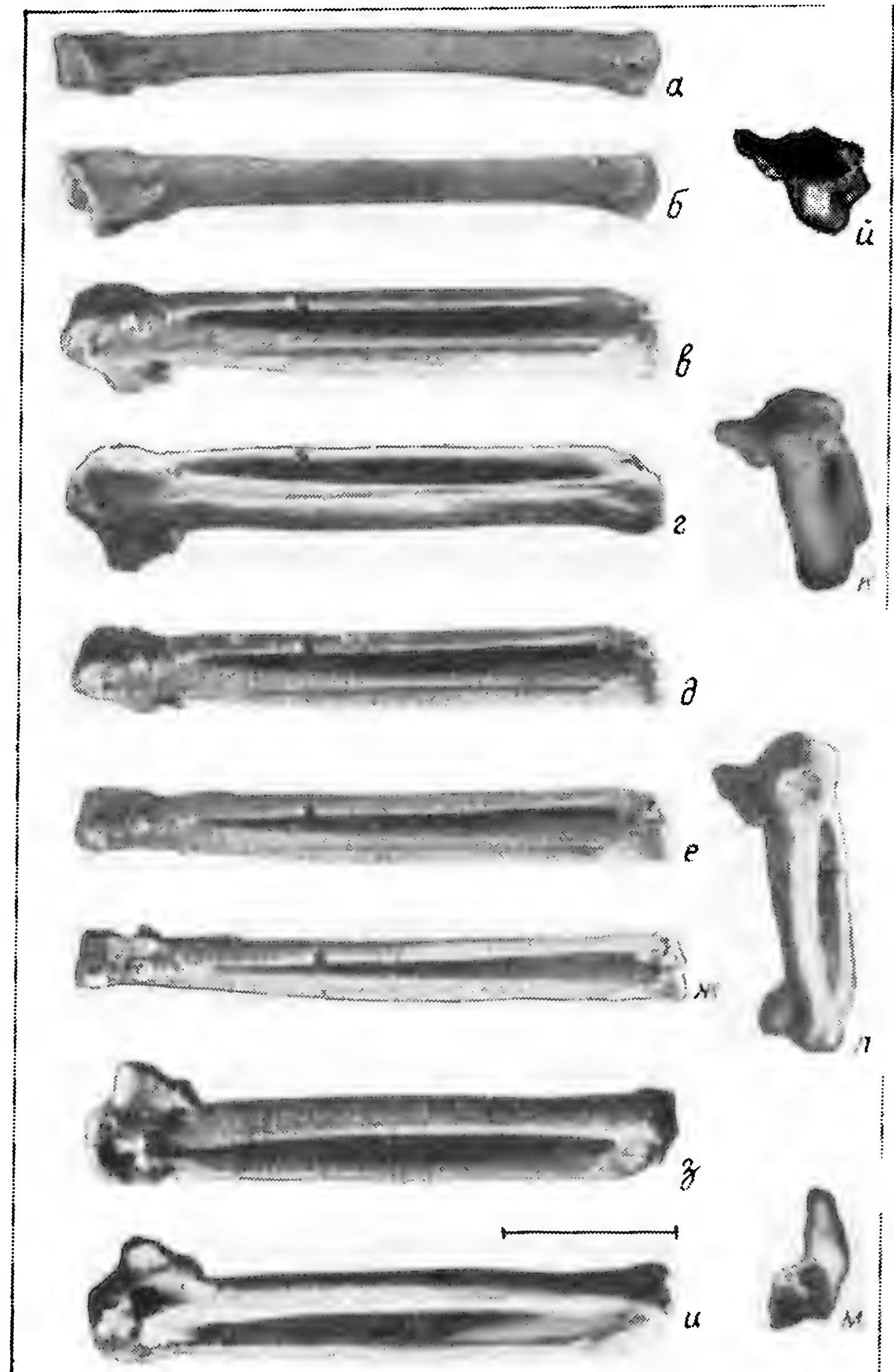


Рис. 2. *Murunkus subifus* gen. et sp. nov. из среднего эоцена Узбекистана, голотип. РО № 5113. правый карпиометакарпус с различных сторон:
а — с каудальной; б — с каудально-дорзальной; в, г — с дорзальной; д, е — с краниально-дорзальной; ж — с краниальной; и — с вентральной; й—л — с проксимально-дорзальной; м — с дистального конца. Масштаб 1.0 см

М а т е р и а л Только голотип.

О п и с а н и е. Proc. extensorius с дистальной стороны скошенный, поверхность fossa carpalis anterior горизонтальная, facies articularis ulnocarpalis выдается слабо. На вентральной стороне имеется отросток proc. pisiformis, сзади и проксимальнее которого расположено маленькое воронкообразное отверстие, мостик между proc. pisiformis и fossa carpalis anterior отсутствует. От spatium intermetacarpalis идет ложбинка к каудальной части основания proc. pisiformis. На дорзальной стороне сухожильный канал (sulcus tendineus) проходит по краю metacarpale II. Sulcus internus очень низкий.

Р а з м е р ы, мм. Общая длина 34.4, высота проксимального конца вместе с proc. extensorius 7.4, поперечная ширина trochlea carpalis 2.9.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Море близ западной окраины Азии конца среднего эоцена.

Учитывая время существования других известных Diomedeidae, новый вид является самым древним для семейства альбатросовых.

Самая древняя находка для всего отряда трубконосых — плечевая кость *Tytthostonyx glauconiticus* Olson et Parris, 1987 из позднего мела Нью Джерси, США, отнесенного к новому семейству Tytthostonychidae (Olson, Parris, 1987). Правда, авторы сами же выражают некоторые сомнения в принадлежности этого вида к Procellariiformes.

Из семейства Procellariidae из палеогеновых отложений известны *Eopuffinus kazachstanensis* Nesson, 1986 (лобные кости с углублениями солевых желез, поздний палеоцен Казахстана; Несов, 1986), *Puffinus raemdonckii* (Van Beneden, 1871) (плечевая кость, ранний олигоцен Бельгии; Brodkorb, 1962) и две еще неописанные плечевые кости (поздний олигоцен Южной Каролины, США; Olson, 1985).

ЛИТЕРАТУРА

- Аверьянов А. О., Пантелеев А. В., Потапова О. Р. Несов Л. А. Ложнозубые птицы (Aves: Pelecaniformes: Odontopterygia) позднего палеоцена и эоцена западной окраины древней Азии // Тр. Зоол. ин-та РАН, 1991. Т. 239. С. 3—12.
- Несов Л. А. Первая находка позднемеловой птицы-ихтиорниса в Старом Свете и некоторые другие кости птиц из мела и палеогена Средней Азии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1986. Т. 147. С. 31—38.
- Несов Л. А. Новые птицы мела и палеогена Средней Азии и Казахстана и условия на местах их обитания // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1988. Т. 182. С. 116—123.
- Несов Л. А., Шабанина Н. В., Удовиченко Н. И. Новое местонахождение остатков позвоночных в фосфоритах среднего эоцена Центральных Кызылкумов и условия формирования зернистых фосфоритов // Узбекск. геол. журн., 1987. № 4. С. 72—77.
- Синицын В. М. Древние климаты Евразии. Ч. I Палеоген и неоген.— Л., 1965. 167 с.

- Соколов А. М.* Систематика и филогения отряда трубконосых в свете данных по морфологии ротового аппарата: Автореф. канд. дисс.— М., 1991. 24 с.
- Brodcorb P.* The systematic position of two Oligocene birds from Belgium // *The Auk*, 1962. Vol. 79. N 4. P 706—707
- Cheneval J.* Les oiseaux aquatiques (Gaviiformes a Anseriformes) du gisement aquitain de Saint-Gerand-le-Puy (Allier, France) revision systematique // *Palaeovertebrata*, 1984. Vol. 14. N 2. P 33—115.
- Hecht M., Kropach C., Hecht B.* Distribution of the yellow-bellied sea snake, *Pelamis platurus*, and its significance in relation to the fossil record // *Herpetologica*, 1974. Vol. 30. N 4. P. 387—396.
- Howard H., Barnes L. G.* Middle Miocene marine birds from the foothills of the Santa Ana Mountains, Orange County, California // *Contrib. Sci. Los Angeles County Mus.*, 1987 N 383. 9 p.
- Jacob J., Hoerschelmann H.* Chemotaxonomische Untersuchungen zur Systematik der Rohrennasen (Procellariiformes) // *J. Ornithol.*, 1982. Vol. 123. N 1. P 63—84.
- Kuroda N.* On the classification and phylogeny of the order Tubunares, particularly the shearwaters (*Puffinus*), with special consideration on their osteology and habit differentiation.— Tokyo, 1954. 179 p.
- Kuroda N., Kakizawa R., Watada M.* Genetic divergence and relationships in fifteen species of Procellariiformes // *J. Yamashina Inst. Ornithol.*, 1990. Vol. 22. N 2. P 114—123.
- Olson S. L.* The fossil record of birds // *Avian Biology*, 1985. Vol. VIII. P. 79—238.
- Olson S. L., Parris D. C.* The Cretaceous birds of New Jersey // *Smithson. Contrib. Paleobiol.*, 1987. N 63. 22 p.
- Peters J. L.* Check-list of birds of the World.— Cambridge, 1931. Vol. 1. XVIII + 345 p.

Summary

A. V. Panteleyev, L. A. Nesson

A SMALL TUBUNARE (AVES: PROCELLARIIFORMES) FROM THE EOCENE OF MIDDLE ASIA

A small albatross *Murunkus subitus* gen. et sp. nov. is described on the carpometacarpus from the upper Middle Eocene (Dzheroy II locality, Central Kizylkum desert, Uzbekistan). It is the most ancient representative of the Diomedidae known till now.

УДК 591.5 598.0 616.1

Р. Л. Потапов

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

**РАСПРОСТРАНЕНИЕ УЛАРОВ
(РОД TETRAOGALLUS GRAY, СЕМЕЙСТВО PHASIANIDAE)
И ФАКТОРЫ, ЕГО ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ**

Проведена ревизия всех видовых ареалов уларов, дающая во многом новое представление о распространении этих птиц. Выявлены и показаны основные факторы (климатические, ландшафтные, геоботанические и антропогенные), определяющие современное распространение уларов и определяющее его в прошлом.

Подсемейство куропаток *Perdicinae* является самым многочисленным в семействе фазановых птиц и отличается наиболее широким распространением. Имея несомненный центр разнообразия в южной Азии, подсемейство это охватывает в своем распространении Евразию, Африку и Австралию с прилегающими и отдаленными островами, в том числе такими крупными, как Мадагаскар и Новая Гвинея. Таксономические границы этого семейства весьма нечеткие, что в целом отражает неразработанность систематики всего семейства в целом. В настоящий момент мы можем охарактеризовать эту группу как птиц небольших и средних размеров, ведущих (за исключением перепелов) оседлый образ жизни и населяющих биотопы с преобладанием кустарников различной степени густоты, травянистых зарослей, лесостепь в различных вариантах и даже вполне пустынные ландшафты с сильно разреженной растительностью. Основная масса представителей подсемейства населяет субтропические и тропические широты и только незначительное число их проникает в умеренные широты Палеарктики (представители родов *Perdix* и *Coturnix*).

Среди куропаток особенно выделяется род уларов, все 5 видов которого образуют тесно родственную группу, объединяющую птиц, обладающих уникальными для этого подсемейства чертами. Главные особенности уларов, столь резко выделяющие их из остальных куропаток: большие размеры тела и массы (минимум в 2.5 раза тяжелее, чем остальные наиболее крупные пред-

ставители подсемейства); густое оперение, в котором каждое перо несет хорошо развитый дополнительный пуховой стержень; уникальный тип полета в сочетании с утерей способности к стандартному горизонтальному полету, свойственному подавляющему большинству птиц; обитание только в горах, преимущественно высоких, причем на склонах, не несущих сплошного густого и высокого растительного покрова; способность зимовать в условиях длительного господства отрицательных температур; практически полностью растительная диета птенцов.

Из факторов, ограничивающих распространение уларов, помимо чисто ландшафтных (отсутствие горных склонов), на первом месте стоят климатические. Это, с одной стороны, достаточно прохладное лето, а с другой — отсутствие зимой глубокого и сплошного снежного покрова в течение более — менее длительного времени. Ограничительными факторами является соответственно высокие летние температуры и сплошной снежный покров зимой высотой свыше 10 см и длительностью существования более месяца и, наконец, густая сплошная растительность (лес, высоко-травье, кустарники и т. п.). Очерченное этими условиями жизненное пространство уларов занимает сравнительно обширные территории в аридных областях южной Палеарктики, прежде всего в Центральной Азии. С ростом влажности и средних атмосферных температур необходимый для уларов комплекс условий исчезает, причем, по-видимому, основную роль играет не сама умеренная температура и влажность, а то, что такой климат обуславливает густую сомкнутую растительность, к которой улары совершенно не приспособлены. Как показали экспериментальные работы с алтайским уларом в вольерах, климатические условия тайги и высокотравных лугов не оказывали заметного угнетающего воздействия ни на взрослых, ни на молодых птиц. Отрицательно влияла только сильная летняя жара. Тем не менее немногочисленные еще данные о микроклимате вокруг гнезда во время периода насиживания подтверждают высокую холодостойкость уларов в этот период. Например, на Памирском нагорье в модели гнездового убежища, сооруженной в непосредственной близости от насиживавшей самки, температура колебалась в пределах от -6° до $+33^{\circ}\text{C}$, причем максимальные температуры держались буквально короткие мгновения. Нередко вокруг выпадал снег, но положительно сказывалась хорошая защита от ветра (Потапов, 1966). На Кавказе близ гнезда кавказского улара в период насиживания температура колебалась от -1.5° до 18.2°C , нередко были туманы, морозящий дождь и мокрый снег, хотя микроклимат гнездовых убежищ при этом не изучался (Базиев, 1978). Об адаптациях уларов именно к такому климату говорят и крупные размеры как самих птиц, так и их яиц, и особенно густое и плотное контурное оперение, мало чем уступающее таковому хорошо адаптированных к холоду тетеревиных птиц. В период насиживания линька у самок только начинается, происходит заметное разре-

живание оперения за счет выпадания ряда перьев без непосредственной замены, причем не только в области наседного пня, но и вокруг на брюхе, бедрах и боках. Однако такого разреживания явно недостаточно для того, чтобы птица могла бы спокойно выносить высокие температуры. И если самцы в подобных ситуациях могут, свободно перемещаясь, находить более прохладные места, то самки, привязанные к своему гнезду, к этому неспособны. Основная, можно сказать, стратегическая линия адаптации уларов к холоду делает принципиально невозможным насиживание в условиях высоких температур, столь характерных для многих среднегорий средних широт Азии.

Высотные пределы зоны гнездования каждого вида уларов в каждой конкретной горной системе определяют, таким образом, климат и наличие типичных биотопов. В целом ряде районов, правда, имеется довольно сильное антропогенное воздействие, которое подчас резко искажает естественную картину. Всюду, где человеческое население сталкивается с уларами, оно прямо или косвенно загоняет их своей деятельностью в горы на значительную высоту — именно это обстоятельство было в основе возникновения представления об исключительной высокогорности этих птиц.

Высотные границы зоны гнездования зависят и от сроков размножения. Поясним это на двух примерах. В обширной системе Джунгарского Алатау с высотами от 900 до 4500 м над ур. м. оптимальные условия для гнездования уларов наступают сначала, естественно, в наиболее низких его частях и довольно рано — уже в первой декаде апреля, когда и начинается откладка яиц. В дальнейшем зона оптимума с ходом весны поднимается все выше, а выводки, появившиеся на высоте 900 м уже в середине мая, уходят от летней жары, поднимаясь вверх. Самки, размножающиеся позднее, гнездятся все выше и выше, и поэтому вполне обычный для популяции разброс в сроках начала размножения и откладки яиц (более позднее гнездование молодых самок, новые кладки взамен утерянных и т. д.) реализуется вместе с изменением высоты места гнездования над уровнем моря. Последние гнезда с яйцами можно находить до конца июня, но уже на высотах около 3000 м над ур. м., т. е. растянутость размножения составляет около 2 месяцев и с разностью высот около 2000 м.

Второй пример — Памирское нагорье. Днища долин расположены здесь на высоте не менее 3600 м над ур. м., в среднем на высоте 3800—3900 м. Линия вечных снегов тоже расположена здесь достаточно высоко, но в среднем не превышает 5200 м. Столь большая высота нагорья обуславливает краткость памирского лета: вполне зимние условия наступают здесь с начала октября и для того, чтобы успеть молодым птицам приобрести к этому времени достаточную массу (не менее 80% от массы взрослой птицы), им необходимо не менее 3 месяцев. 3 месяца — это минимальный срок для достижения состояния, позволяющего встретить зиму с доста-

точными для ее переживания ресурсами, и на сегодняшний день он зафиксирован среди представителей отряда курообразных только у обитателей областей с экстремальными климатическими условиями — у видов рода белых куропаток и уларов. Отсюда легко вычисляется максимально поздний срок вылупления птенцов, которые могут рассчитывать на переживание первой в их жизни зимы — это 30 июня. Все выводки, появляющиеся на Нагорье после этого срока, практически обречены. Таким образом, это обстоятельство является фактором отбора, который синхронизирует размножение уларов Памира достаточно эффективно. Предстоит еще выяснить скорость роста птенцов уларов и их развития на больших высотах (выше 3000 м), которая, как следует ожидать, превосходит таковую в предгорьях (ниже 2000 м). Теоретически мы вправе ожидать разницу такого же масштаба, как между белыми куропатками южносибирской лесостепи и Большеземельской тундры (Потапов, 1985). Здесь сразу же возникает сомнение относительно справедливости господствующего мнения о решающей роли фотопериодического режима на скорость роста и развития организма. Можно надеяться, что подробные исследования на этот счет, которые будут выполнены на популяциях уларов средне- и высокогорий, расположенных на одной широте, внесут ясность в эту проблему.

Так или иначе, но в пределах Памирского нагорья на настоящий момент зафиксирована самая узкая зона гнездования уларов по высоте порядка всего 500—600 м (4100—4700 м над ур. м.). Сходную картину можно ожидать и в Тибете, а в определенной мере она показана и для Кавказа (Базиев, 1976). Верхняя граница гнездования уларов на Памире определяется нехитрым расчетом. Если последний срок для вылупления птенцов, имеющих шанс на выживание — 30 июня, то начало кладки должно происходить не позднее 20 мая (30 дней на насиживание, 12 дней — на снесение кладки из 6 яиц). В это время снежники лежат еще на высоте 4200 м, а выше 4500 м они образуют сплошные снежные поля; ночные температуры регулярно опускаются до -5° — -10°C . Этим и объясняется, почему 90% найденных здесь гнезд располагалось в пределах 4100—4300 м над ур. м., в 200—300 м над днищами долин.

Все сказанное выше относится к гималайскому улару, но в равной степени справедливо и для всех остальных видов уларов. Остальные факторы, оказывающие влияние на распространение этих птиц, были охарактеризованы нами ранее (Потапов, 1991). Это сплошной снежный покров зимой с длительностью существования не менее месяца, наличие водоемов и характер растительности — улары неспособны существовать в условиях сплошного растительного покрова, будь то альпийское высокоотравье, сплошные заросли кустарников или лес. В то же время отдельные группы кустарников и деревьев, разбросанные среди степной, нередко сильно опустыненной растительности, ничуть не препятствуют

обитанию уларов. Сплошь и рядом их находили на гнездовье в зоне разреженного редколесья у верхней границы лесной зоны

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ

Гималайский улар, *Tetraogallus himalayensis* Gray. Ареал этого вида наиболее сложный и наиболее протяженный как по широте, так и по долготе (19° и 36° соответственно). Основная его часть расположена в обширных горных системах, тесно связанных между собой и составляющих западное обрамление Центральной Азии. Это Тянь-Шань, Памиро-Алай, Гиндукуш, Каракорум и Гималаи. Одновременно по горной системе Куньлуня этот улар проникает до Наньшаня включительно. В настоящее время известны следующие изолированные участки ареала. Два находятся на восточной оконечности Тянь-Шаня и ограничены горными поднятиями Богдо-ола и Баркультаг-Карлыктаг (рис. 1). Эти горные системы отдалены друг от друга и от остального Тянь-Шаня соответственно на 200 и 150 км, что нельзя считать слишком большим расстоянием для уларов, особенно если учесть, что эти изоляты соединены хотя и низкими, но горами и в отаделнном прошлом, когда здесь не было сплошного человеческого населения, а климат был гораздо холоднее; эти горы были вполне проходимы для уларов. На северо-востоке ареала расположен по-видимому самый крупный изолят — популяция уларов системы Саур-Тарбагатай. О степени ее изоляции сейчас судить еще трудно. Отсутствие сообщений о нахождении уларов в горах между этими хребтами и Джунгарским Алатау (хребты Майли, Джаир, Уркашар и Семистай) определяют дистанцию изоляции в среднем в 200 км, причем этот пробел падает на довольно пустынные горы. Еще один изолят, видимо, существует в хребте Сафедкох (Спингар) на юго-западе ареала, но реальная ситуация там еще не изучена. Изолирующее пространство (долина р. Кабул) невелико и, видимо, преодолимо для этих птиц.

Одним из парадоксальных моментов в отношении изученности данного вида является на данный момент неясность границ ареала этой отнюдь не скрытной и хорошо заметной птицы во многих ее частях. Главная причина таких пробелов — обитание улара в областях, совершенно не изученных в орнитологическом отношении. Наиболее крупными пробелами в изучении распространения гималайского улара являются следующие.

1. **Западная граница.** Здесь до сих пор не выяснено, проникает ли улар в горы Паропамиза и если да, то как далеко на запад? Пока мы можем только предположить их распространение по этим горам на запад по крайней мере до истоков рек Гери-Руд и Гильменд: горные массивы здесь превышают 4600 м над ур. м.

2. **Юго-западная, южная и юго-восточные границы ареала,** по сути дела — границы проникновения

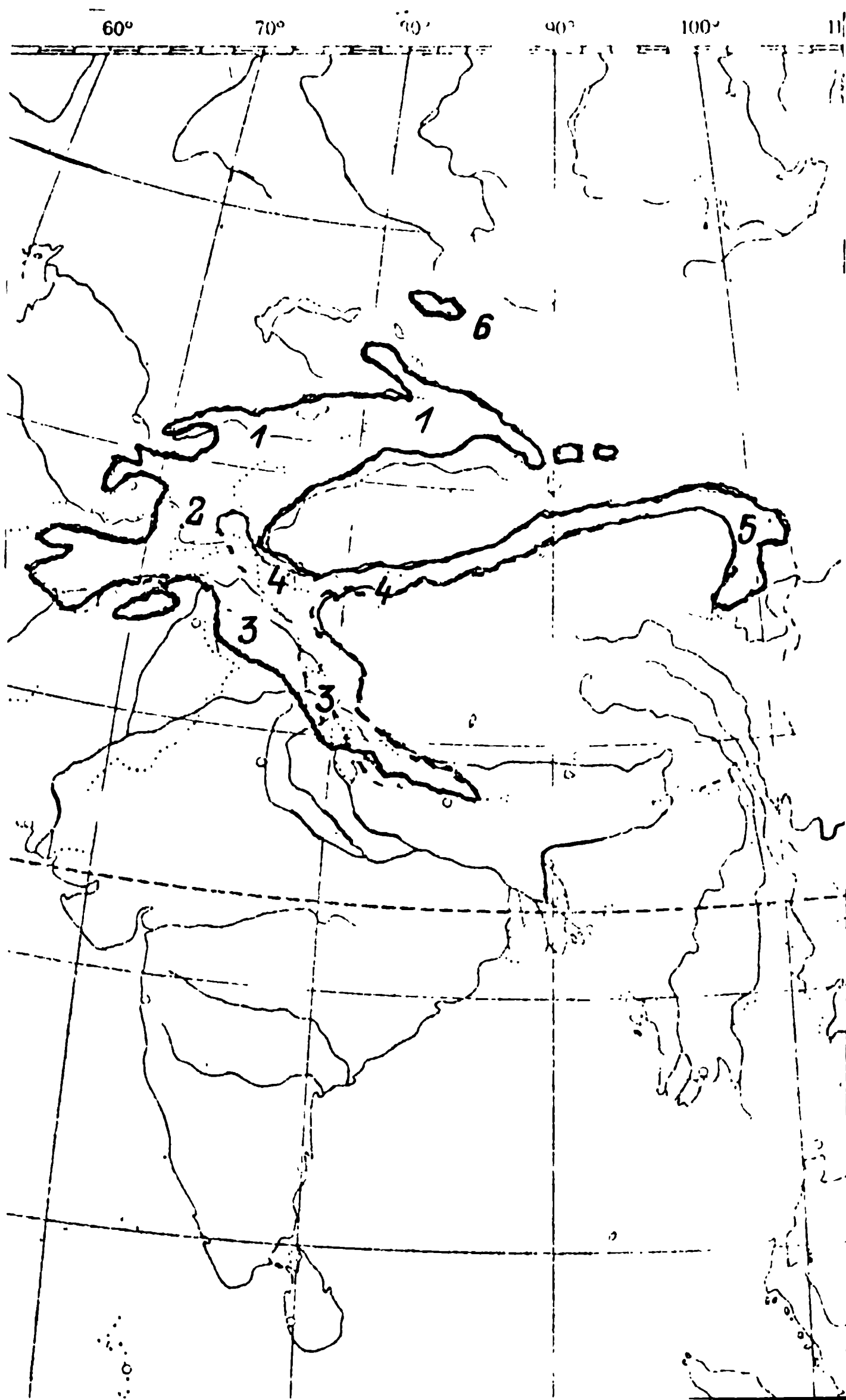


Рис. 1. Ареал *Tetraogallus himalayensis*:

1 — *T. h. sewerzowi*, 2 — *T. h. incognitus*, 3 — *T. h. himalayensis*, 4 — *T. h. grombaczewskii*, 5 — *T. h. kozlowi*, 6 — *T. h. saurensis*. Dotted line—unstudied parts of the distributional border Пунктиром обозначены точно не установленные пределы распространения

вида вглубь Тибетского нагорья. Имеющиеся на сегодня скудные данные, вроде бы, говорят о распространении этого вида только по окраинным хребтам нагорья. Нахождение этого улара на склонах северо-восточной окраины нагорья (хребта Бурхан-Будда) заставляет предполагать его обитание по хребтам между собственно Тибетом и Цайдамом, связывающим горы Бурхан-Будда с Куньлуном (Алтын-таг), где этот улар обитает, ибо в горах между Южно-Кукунорским хребтом, где он также обычен, и хребтом Бурхан-Будда этот улар не найден, несмотря на неоднократные посещения этих мест зоологами. Существование же такого изолята в сплошном горном обрамлении Тибета кажется совершенно необъяснимым.

Еще одна проблема — неясность причин, обуславливающих отсутствие гималайского улара по южным окраинам Тибета. Что, например, препятствует распространению этого вида по Гималаям к востоку от Непала? Было высказано предположение, что причиной этому является резкое повышение влажности к востоку от Джомолунгмы (Потапов, 1966). Вполне возможно, что это действительно так, ибо гималайский улар явно предпочитает более аридные места обитания, чем тибетский (последний хорошо мирится с избыточной влажностью в сочетании со сравнительно низкими температурами). Примечательно в этом отношении указание на то, что у юго-восточного предела своего распространения в Гималаях этот улар обитает там же, где и тибетский, но держится несколько выше последнего (Inscirr, 1991).

В других местах совместного обитания (Памир, Наньшань, Бурхан-Будда) гималайский улар обитает заметно ниже тибетского, в более аридных областях, хотя высотные границы их распространения и перекрываются. На Памире, расположенном в центре распространения гималайского улара и на окраине ареала тибетского улара, численность последнего на порядок ниже, и обитает он выше гималайского улара (Потапов, 1966). В Наньшане и в горах Бурхан-Будды, где доминирует тибетский улар, гималайский вид гораздо малочисленнее, но обитает также ниже первого. Вполне возможно, что дальнейшему распространению гималайского улара на юг по восточной окраине Тибета тоже препятствует заметно возрастающая влажность.

Подробная ревизия как ареала вида, так и его географической изменчивости, выявила совершенно новую картину, гораздо более сложную, но и вполне объяснимую по сравнению с той, что имелась на сегодняшний день. Последняя же сложилась на изначально ошибочном тезисе пионера изучения географической изменчивости этого вида Н. Зарудного, отправной точкой исследования которого стали экземпляры «из Ферганы», т. е., как он сам разъяснил, из Туркестанского и Зеравшанского хребтов. Найдя достаточно ощутимые отличия тяньшанских птиц от «ферганских», он описал подвид *T. h. sewerzowi* (Зарудный, 1910), принятый

большинством таксономистов. Подвид этот населяет всю северную, тяньшанскую часть ареала, наиболее холодную и в то же время достаточно увлажненную. Однако же, описывая отличия нового подвида от «ферганских» птиц, Зарудный посчитал последних относящимися к номинативному подвиду, населяющему Гималаи, полагая, что «Фергана» близка Гималаям географически, и эта близость, возможно, есть и между популяциями уларов, их населяющими. Этот сомнительный тезис тем не менее воздействовал на последующих исследователей (Иванов, 1940; Потапов, 1966), имевших правда крайне ограниченный материал для ревизии идей Зарудного.

Сейчас, располагая хоть и небольшой, но представительной серией экземпляров номинативного подвида в коллекции ЗИН РАН и использовав счастливую возможность ознакомиться с экземплярами коллекции Британского музея, я получил возможность составить новое представление об этой проблеме. Но прежде необходимо учесть, что Зарудный уловил еще одну особенность в географической изменчивости этого вида, описав по 3 экз. из северного Бадахшана (Кала-и-Хумб) новый подвид *T. h. incognitus* (Зарудный, 1911), четко отличающийся как от «ферганских», так и тяньшанских птиц более светлой окраской и отсутствием соединения коричневой полосы, идущей по бокам темени, на затылке. Последняя ревизия убедила меня в том, что собственно памирские экземпляры (т. е. с восточного Памира, добытые мной в центре этого нагорья (3 ♂♂ и 1 ♀), видимо, относятся именно к этому подвиду и во всяком случае много ближе к нему, чем к «ферганцам» или к экземплярам с Тянь-Шаня, не говоря уже о наиболее темных гималайских птицах номинативной расы*. В целом же получается следующая картина. Наиболее влажные части ареала вида (северная тяньшанская и юго-восточная гималайская) населены подвидами с наиболее темным тоном окраски, причем номинативная гималайская форма, населяющая наиболее южный и влажный участок ареала, отличается наиболее темной пигментацией. У тяньшанского подвида, живущего в условиях более прохладного климата, достаточно влажного и с менее интенсивной инсоляцией, окраска несколько светлее. Обе эти влажные области ареала отделяются друг от друга заметно более сухой и жаркой областью бассейна верхней Амударьи — гор Памиро-Алая, причем Памирское нагорье, отличающееся своим крайне холодным климатом, компенсирует недостаток тепла исключительной сухостью. Холодные же и жаркие пустыни, как известно, в равной степени способствуют депигментации оперения.

Далее к востоку этот пояс гор с резко выраженным аридным климатом продолжается через весь Куньлунь, испытывающий всю силу иссушающего влияния пустыни Такла-Макан, и пере-

* Как и у *T. h. incognitus*, у памирских птиц хорошо развиты черные широкие обрамления на перьях боков тела, что тоже отличает их от тяньшанских птиц.

ходит на северо-восточное обрамление Тибета — систему Наньшаня, весьма аридного в северо-западной своей половине и быстро влажнеющего по направлению к юго-востоку. Видимо, это повышение влажности и тепла и ставит преграду дальнейшему распространению этого вида по восточной окраине Тибета. Примечательно однако же, что подвид *T. h. kozłowi*, один из наиболее бледноокрашенных, не дает на пределе своего распространения (северные склоны хребта Бурхан-Будда) никакого потемнения окраски. Возможно предположить, что сформировавшийся в крайне аридных условиях этот подвид сравнительно недавно вышел на современные юго-восточные рубежи, и стойкие особенности его окраски еще не подверглись влиянию более мягкого климата.

Как выяснилось недавно (Потапов, 1993) наиболее северо-восточная часть ареала, изолированно расположенная в системе гор Тарбагатай-Саур (рис. 2), населена популяциями, довольно четко отличающимися от тьяншанских на подвидовом уровне (подвид *T. h. saurensis*).

Кавказский улар, *Tetraogallus caucasicus* (Pall.). Распространение этого улара ограничено Главным Кавказским хребтом и представляет северо-западный форпост ареала рода. Ареал кавказского улара — наименьший и отличается к тому же компактностью: изолированных популяций сколько-нибудь значительного размера до сих пор не обнаружено. В зону обитания этого вида попадает вся высокогорная часть Кавказского хребта и его отрогов выше 2500—2600 м над ур. м. Вертикальные границы зоны гнездования не выяснены даже приблизительно, поскольку и в специальных сводках этой проблеме не уделялось внимания (Базиев, 1978). По моим предварительным оценкам, эта зона колеблется в пределах высотных границ от 2450—2800 м до 2900—3500 м. Следует отметить, что на северных склонах Кавказа эта зона понижается, а также постепенно повышается от северо-западной части Главного хребта к его юго-восточному окончанию, что обуславливается увеличением аридизации и потеплением климата в этом направлении. Не в меньшей степени, чем климатом, нижняя граница гнездования определяется и верхними пределами сплошного высокого растительного покрова — высокотравья, кустарников и леса.

О существовании изолированных популяций точных данных нет. Можно предполагать, что они есть на наиболее высоких точках Бокового и Скалистого хребтов, тянущихся параллельно Главному. Эти популяции явно не имеют постоянной связи с таковыми Главного хребта, однако удаленность их друг от друга не столь велика и, видимо, преодолима для птиц во время кочевок, как вертикальных, так и горизонтальных. О наличии последних у данного вида есть отдельные упоминания, правда, без указания конкретных фактов (Базиев, 1978).

Изученность границ ареала кавказского улара наилучшая и.

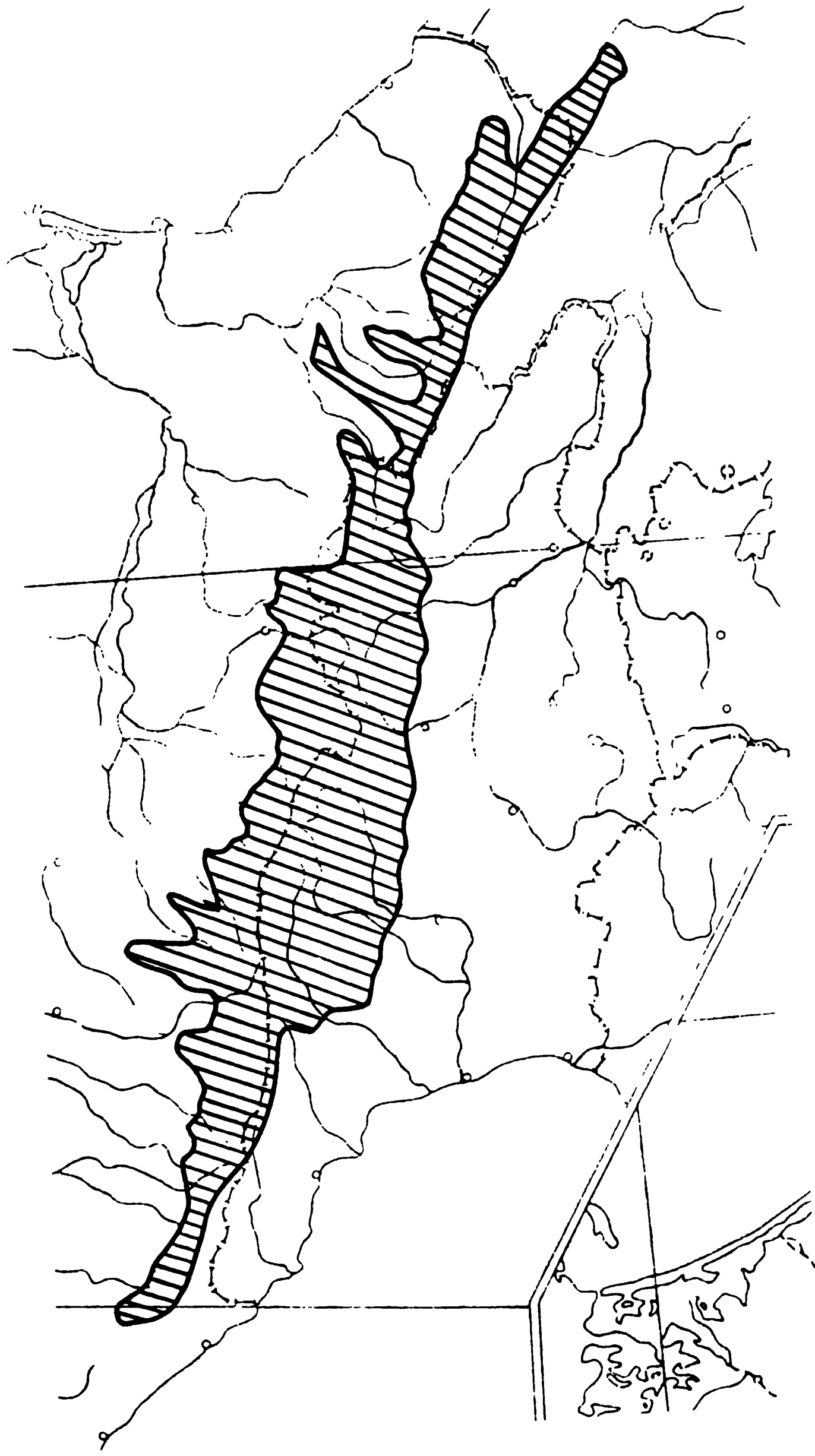


Рис. 2. Ареал *Tetraogallus caucasicus*

несмотря на необходимость многих уточнений, его общая конфигурация вполне очевидна. Наиболее же интересной проблемой является отсутствие этого вида в горах Малого Кавказа, несмотря на то, что эти горы связаны с Главным Кавказским хребтом, и изогипса этой связи — около 1400 м над ур. м. (Сурамский хр.). Уже в северном форпосте системы Малого Кавказа — Аджаро-Имеретинском хребте — мы встречаем другой вид — каспийского улара. Выяснение причин такой ситуации во многом будет способствовать пониманию развития ветви темнобрюхих уларов (Потапов, 1991).

Каспийский улар, *Tetraogallus caspius* (Gmelin). Ареал этого вида невелик по площади, но имеет большое простираие в долготном и широтном направлениях (32° — 60° в. д., 30° — 41° с. ш.) Вторая его особенность — необычайно сильная расчлененность. В наиболее изученной части ареала (на территориях Армении и Азербайджана) ареал представляет собой ряд изолированных островков, приуроченных к наиболее высоким горным массивам, причем все это — на фоне происходящего в течение последнего столетия сокращения и исчезновения ряда из них. В отношении остальной части ареала и прежде всего трех главных его ветвей (малоазиатской, Загросской и Эльбурско-Копетдагской), то крайне малая изученность их не дает сейчас возможности составить ясную картину — или это такая же система отдельных островков-изолятов, или же выявятся достаточно крупные участки сплошного простираия.

Основной причиной такого состояния ареала, несомненно, является его расположение в наименее высокогорной и наиболее теплой части ареала рода. Кроме того, обитание каспийского улара в горах, расположенных в древнейших очагах человеческой цивилизации, поставило его под прямое влияние антропогенных факторов в гораздо большей степени, чем остальные виды и очень длительное время (не менее трех тысячелетий). Сельскохозяйственная, особенно скотоводческая деятельность человека постоянно вытесняла уларов в наименее пригодные для скотоводства места, т. е. прежде всего в наиболее высокие, скалистые части хребтом со скудной травянистой растительностью. Это, наряду с потеплением климата в голоцене, приводило к дроблению некогда достаточно сплошного ареала на большое число мелких изолятов, прекращающих свое существование один за другим.

К настоящему времени ареал вида изучен наиболее полно на территориях Армении, Азербайджана и Туркмении (рис. 3). Он далеко не полностью выяснен в Турции и, в еще большей степени, неизвестен в Иране. Современная исключительно тяжелая политическая ситуация в большинстве горных районов, где обитает каспийский улар, делает мало реальным дальнейшее изучение этого вида в ближайшем будущем и тем более организацию каких-либо мероприятий по предотвращению сокращения его ареала. Достаточно сказать, что даже точное место происхождения типового



Рис. 3. Ареал *Tetraogallus caspius*:
1 — *T. caspius*, 2 — *T. caspius*.

экземпляра подвида *T. c. semenow-tian-schanscii* (Zarudny, 1908) из гор Загроса неизвестно.

Географическая изменчивость также проявляется только в степени насыщенности окраски и находится в явной зависимости от климатических условий. *T. c. tauricus* Dresser, 1876, населяющий весь север и запад ареала, т. е. наиболее увлажненную и наиболее прохладную его часть, имеет наиболее темную и чисто серую окраску верхней части тела. Номинативный подвид, распространенный по Эльбурсу и Копетдагу, отличается сильным рыжевато-охристым налетом на верхней стороне тела и более светлыми кроющими перьями крыла. И, наконец, занимающий южную часть ареала (горы Загрос) упоминавшийся выше *T. c. semenow-tian-schanskii* имеет наиболее светлую окраску и большее развитие белого цвета на первостепенных маховых перьях.

В целом все же приходится отметить, что сколько-нибудь особенно удаленных изолятов у каспийского улара нет, а превращение большей части ареала в систему мелких изолированных островков — результат процессов, протекавших в голоцене: потепление и аридизация климата, с одной стороны, и деятельность человека, с другой.

О вертикальном распространении сведений очень мало. В Копетдаге указываются пределы от 1600 до 2900 м над ур. м., т. е. практически до самых высоких гребней хребтов, но при этом не указывается, что именно фиксирует нижняя граница (Коршунов, Ефименко, 1986) — либо это нижние пределы гнездования, либо откочевка птиц в зимнее время (скорее всего, последнее).

О величине изолированных популяций и степени изоляции дают представление данные таблицы. Как мы видим, целый ряд популяций представлен таким количеством особей (10—30), которое никак не может обеспечить существование каждой из них сколько-нибудь длительное время. Тем не менее, некоторые данные (например, о популяции на горе Арагац) подтверждают существование таких микропопуляций как минимум 10 лет, что решительно невозможно без притока новых особей, поэтому возможны два варианта: либо проводившиеся учеты не были полными, либо же изоляция таких карликовых популяций относительна и регулярно нарушается перекочевками птиц. Расстояния в 30—40 км, да еще по сильно пересеченной, в целом горной местности явно не составляет для уларов непреодолимой преграды, особенно в зимнее время. Можно также предположить, что в периоды особенно холодных зим такие перекочевки систематически увеличивают численность таких популяций.

Тибетский улар, *Tetraogallus tibetanus* Gould. Ареал этого вида уступает по занимаемой площади только ареалу гималайского улара, но превосходит его по компактности, отличаясь сплошным простираанием на обширной территории и почти полным отсутствием изолятов (рис. 4). Расположение его определяется координатами: 73° — 103° в. д., 26° — 38°30' с. ш. Он полностью охваты-

Изолированные популяции каспийского улара, известные к настоящему времени

Место	Расстояние до ближайших популяций	К-во особей	Источ
-------	-----------------------------------	-------------	-------

Малый Кавказ

Зангезурский хребет:		277	Базиев, 1976
Гора Капыджик	40 км	30 - 35	Хажакян, 1986
Гора Хуступ	— » —	— » —	— » —
Гора Гидасар	?	20—25	— » —
Хребет Мровдаг	50	205	Базиев, 1976
Хребет Баргушатский	?	66	— » —
Хребет Варденисский	?	50	— » —
Хребет Памбакский:	35	17	— » —
	» —	10	Хажакян, 1986
Дилижанский заповедник	35	10	— » —
Хребет Гегамский	30	18	Базиев, 1976
Хребет Мегринский	?	29	— » —
Хребет Айоцзорский	?	7	— » —
Гора Арагац	35	29	— » —
— » —	— » —	10	Хажакян, 1986
Гора Ишхансар	?	4	Базиев, 1976

Копетдаг

Центральный Копетдаг	140	300--350	Коршунов, Ефименко, 1986
----------------------	-----	----------	--------------------------

ваит Тибетское нагорье и окружающие его хребты, заметно выходя за его пределы только на северо-западе (Памирское нагорье) и юго-востоке (хребет Дасюэшань). Степень изученности ареала также недалеко от необходимой полноты, и это касается, прежде всего, его восточных границ и, в меньшей степени, западных. Наиболее далеко на запад этот вид проникает на Памире — по Южно-Аличурскому хребту до перевала Харгуш (73° в. д.). Южнее Памира, в Афганистане и Пакистане, он пока не встречен, и поэтому условно можно предположить, что западнее хребтов Каракорума этот вид не идет, хотя я с уверенностью считаю, что этот вид есть в восточной части Ваханского хребта (Афганистан).

На востоке ареала пока четко вырисовывается изолированное положение только популяций, населяющих горы Тасурхай по правобережью Хуанхе, отдельным массивом возвышающиеся среди лёссовых среднегорий (Пржевальский, 1883), причем от ближайших популяций они отделены расстоянием минимум в 100 км (см. рис. 4).

Высотные пределы обитания известны очень приблизительно. Несомненно, что это самый высокогорный вид, что прежде всего обусловлено обитанием в горах крупнейших центральноазиатских поднятий, где уровни долин располагаются вплоть до высоты 4500 м над ур. м., т. е. в таких случаях ниже указанной высоты этим птицам спускаться просто невозможно. Однако в пределах

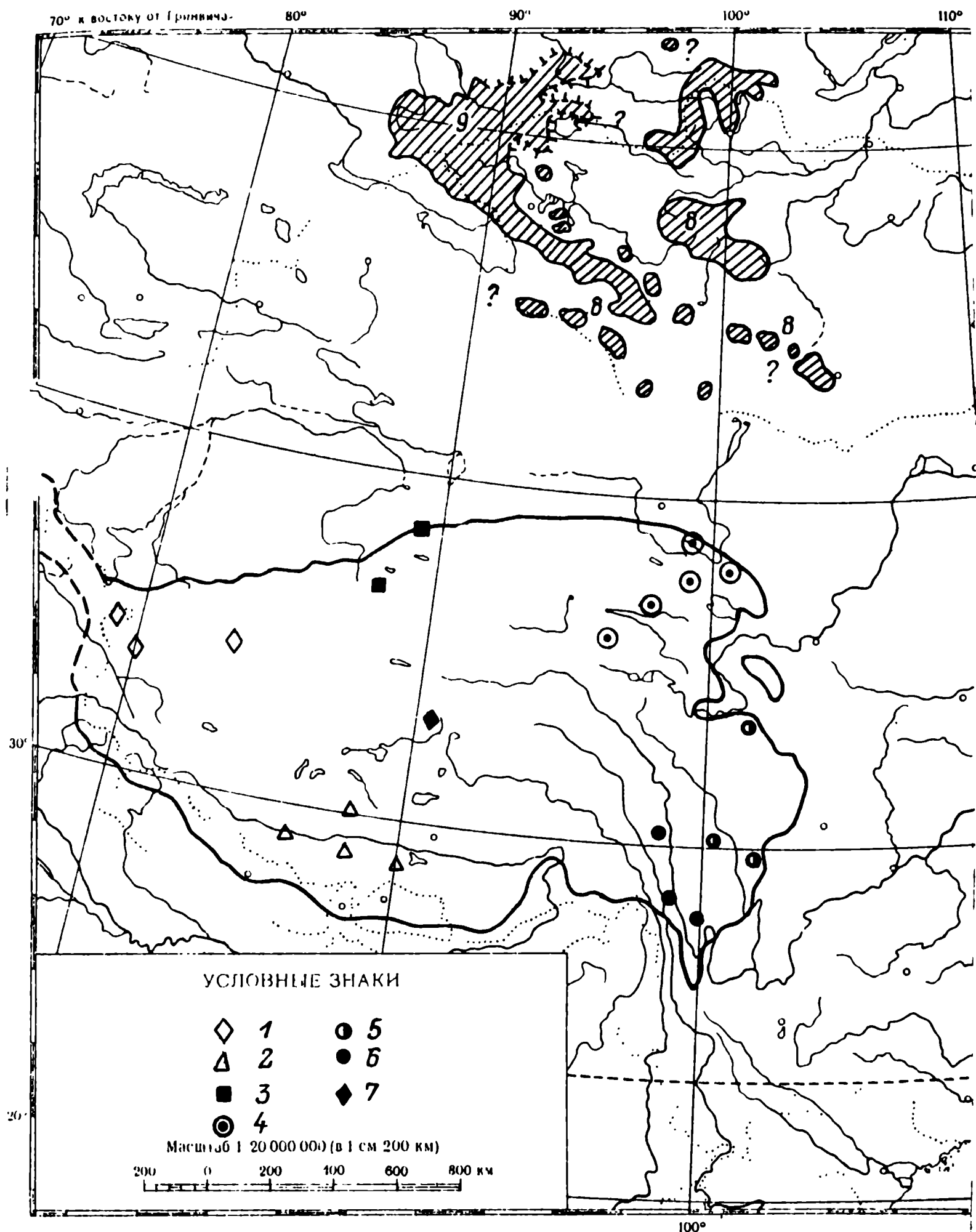


Рис. 4. Ареал *Tetraogallus tibetanus* и *Tetraogallus altaicus* (shaded) (заштриховано)

1 — *T. t. tibetanus*, 2 — *T. t. aquilonifer*, 3 — *T. t. tschimenensis*, 4 — *T. t. przewalskii*, 5 — *T. t. henrici*, 6 — *T. t. yunnanensis*, 7 — *T. t. centralis*, 8 — *T. a. orientalis*, 9 — *T. altaicus altaicus*.
 ? — suitable habitats, but the presence of the snowcocks not confirmed. ? — подходящие места обитания, но сведения о наличии там уларов отсутствуют

относительных высот тибетский улар, по-видимому, занимает сходный с остальными видами диапазон. В зимнее время, а также во время весенних и осенних снегопадов тибетские улары спускаются к самым днищам долин (Бианки, 1905; Абдусалямов, 1971). В Чангтане (центральная часть Тибета) они населяют все пологие хребты, большинство которых имеет весьма небольшое возвышение над равниной, порядка 700—1500 м. Тем не менее в ме

стах совместного обитания с гималайским уларом, о чем уже говорилось выше, тибетский занимает более высокий пояс, как на Памире (Потапов, 1966), так и на Наньшане (Бианки, 1905), и только для Непала получены совершенно противоположные сведения (Inskipp, 1991).

Подвидовая дифференциация выражается в степени интенсивности окраски верхней части тела и, возможно, (нужны дополнительные материалы) в степени развития белых полей на груди. Наиболее светло-окрашенные формы населяют центральные части Тибета и Куньлуня, наиболее темные — южные и восточные окраины ареала. Пространственно изолированных подвидов нет.

Алтайский улар, *Tetraogallus altaicus* (Gebler, 1836). Этот вид населяет самую северную часть ареала рода, выходя за пределы Центральной Азии и проникая на севере своего распространения в горы Южной Сибири (см. рис. 4). Ареал вида ограничен координатами: 85° — $104^{\circ}20'$ в. д., $53^{\circ}40'$ — 43° с. ш. Он населяет наиболее северное горное обрамление Центральной Азии, представленное довольно сложной Саяно-Алтайской системой. Она включает собственно Алтай, Саяны (как Западные, так и Восточные), Монгольский и Гобийский Алтай, Хангай, а также некоторые горные поднятия в сильно разрушенной древней цепи, протянувшейся от южной оконечности Гобийского Алтая на запад и совсем немного не достигающей восточных отрогов Тянь-Шаня. Действительно, ближайшее расстояние между популяциями алтайского и гималайского уларов — всего 150 км (Карлык-Таг — Атас-Ула). Между ареалами алтайского и тибетского уларов минимальное расстояние значительно больше — 400 км, несмотря на гораздо более близкие родственные связи между этими видами.

Большая часть границ ареала выяснена достаточно точно, и ряд неясностей остается только в отношении северной границы и, отчасти, южной. На севере до сих пор неясно, являются ли популяции в Тункинских белках Восточного Саяна изолированными от основного ареала, или же связаны с ним по горным системам, окаймляющим с севера хубсугульскую котловину. Еще более загадочна популяция в истоках Кижиг-Хема (Забелин, 1976), в месте стыка хребтов Ергак-Таргак-Тайга и Большого Саяна, не менее чем в 200 км от ближайших известных мест обитания этого вида. На юге ареала до сих пор неизвестно, обитают ли алтайские улары в горных останцах южнее главной цепи Гобийского Алтая — Немгет-Ула, Тост-Нуру, Номгон и Ноён-Богдо-Ула, высота которых больше, а близость к основному ареалу значительнее, чем у таких изолятов, как Цаган-Богдо-Ула и Атас-Ула.

Алтайский улар уникален тем, что с особенной очевидностью демонстрирует отсутствие прямой зависимости его обитания от абсолютной высоты над уровнем моря и гнездится на рекордно низкой для рода высоте — всего 600 м над ур. м. (Северо-Восточный Алтай, низовья р. Чулышман). Особенности орографии территории в пределах ареала вида определяют основной диапазон

высот, в котором преимущественно встречаются эти птицы — от 1500 до 2500 м над ур. м. (в отдельных местах максимально до 3000 м). Такая наименьшая высокогорность алтайского улара, несомненно, определяется климатическими условиями этой наиболее северной части ареала рода. Но свою лепту внес и исторический фактор, сведший почти на-нет антропогенный пресс буддийское вероисповедание, не позволяющее убивать животных, особенно птиц.

Обусловленность границ алтайского улара также вполне очевидна. С запада, юга и юго-востока их определяет рельеф, с севера и северо-востока — сплошной снежный покров, господствующий всю зиму в северной части Алтая и Саян. Вполне возможно, что чередование снежных и малоснежных зим вызывает некоторую пульсацию границ ареала, чем могут объясняться противоречивые сведения о нахождении или отсутствии этой птицы на отдельных хребтах у северной границы ареала.

Географическая изменчивость проявляется в незначительных отличиях в общем оттенке окраски верха тела: более охристый оттенок отличает восточный подвид. *T. a. orientalis* Sushkin, 1926, населяющий юго-восточную часть ареала (хребты Хангай, восточную часть Монгольского Алтая и Гобийский Алтай), от номинативного. Изоляционные барьеры между этими подвидами отсутствуют.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изложенные выше материалы в достаточной степени показывают всю неполноту наших сведений о распространении практически каждого вида уларов. Выяснение и уточнение границ ареалов, несомненно, будет способствовать лучшему пониманию эволюционной истории этой группы, и здесь нас вполне могут ожидать и неожиданности. Особенный же интерес представляют все палеонтологические находки уларов, число которых на сегодняшний день можно пересчитать по пальцам. Изучение последних еще предстоит, и его результаты вполне могут пролить определенный свет на эволюцию группы темнобрюхих уларов. Но кроме того, следует ожидать и новых находок уже в ближайшее время, на что позволяют надеяться интенсивные археологические изыскания в горных пещерах. Все имеющиеся на сегодня материалы поступили именно оттуда (Кударо на Кавказе, Усть-Кан на Алтае) и датируются предпоследней и последней холодными эпохами плейстоцена (Рисс и Вюрм).

Несомненный интерес представляют также и опыты по интродукции отдельных видов в новые для данного вида или рода в целом области, что не только пополняет наши сведения о комплексе необходимых для этих птиц условий, но (при успешности и достаточной длительности эксперимента) может дать определенные указания на скорость протекания процессов возникно-

вения и развития географической изменчивости. В частности, гималайский улар был интродуцирован в горы центральной части Большого Бассейна, штат Невада, США, причем птиц сюда завезли из Хунзы (Пакистан), расположенной поблизости от южной границы Памира. Вообще следует заметить, что обширность Скалистых гор как в широтном, так и в долготном направлениях делает возможным подобрать соответствующие климатические условия и для кавказского, и для каспийского, а, возможно, и для алтайского уларов. Климатических же аналогов Тибету в Северной Америке нет, и акклиматизационные опыты с тибетским уларом возможны, видимо, только в центральном Тань-Шане. Заслуживает внимания и предложение об интродукции каспийского улара в аридную юго-восточную часть Главного Кавказского хребта (Базиев, 1978), особенно если принять во внимание быстро нарастающую тенденцию к сокращению ареала и численности этого вида.

ЛИТЕРАТУРА

- Абдусаламов И. А. Фауна Таджикской ССР Птицы. — Душанбе, 1971. 404 с.
- Базиев Д. Х. Улары Кавказа. — Л., 1978. 125 с.
- Бианки В. Л. Материалы для авифауны Монголии и Восточного Тибета // Тр. экспедиции Рус. геогр. о-ва под руковод. П. К. Козлова, 1907 Т. 5. С. 1—252.
- Забелин В. И. К орнитофауне высокогорий Саяна // Орнитология, 1976. Вып. 12. С. 68—76.
- Зарудный Н. А. Заметки по орнитологии Туркестана // Орнитологический вестник, 1910. № 2. С. 99—117; 1911. № 3—4. С. 311—312.
- Иванов А. И. Птицы Таджикистана // Тр. Таджикской базы, 1940. Т. 10. С. 1—299.
- Коршунов В. М., Ефименко Н. Н. О состоянии популяции каспийского улара в центральном Копетдаге // Сб. «Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование», 1986. Ч. 1. С. 320—321.
- Потапов Р. Л. Птицы Памира // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1966. Т. 39. С. 1—119.
- Потапов Р. Л. Отряд курообразные, семейство тетеревиные // Фауна СССР Птицы. Новая серия, 1985. № 133. С. 1—637.
- Потапов Р. Л. Основные этапы эволюции уларов и история становления видовых ареалов рода *Tetraogallus* Gray. // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1991. Т. 239. С. 121—140.
- Пржевальский Н. М. Из Зайсана через Хами в Тибет и на верховья Желтой реки. — СПб., 1883. 473 с.
- Хажакян Н. Л. Размещение популяций каспийского улара и кавказского тетерева в Армении // Сб. «Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование», 1986. Ч. 2. С. 297—298.
- Inscipp C. and T. A guide to the birds of Nepal. — London, 1991. 400 p.
- Potapov R. L. New subspecies of the Himalayan Snowcock, *Tetraogallus himalayensis sauricus* subsp. nova // Русск. орнитол. журн., 1993. Т. 2. Вып. 1. С. 3—5.

S u m m a r y

R. L. Potapov

DISTRIBUTION OF THE SNOWCOCKS (GENUS TETRAOGALLUS GRAY, FAMILY PHASIANIDAE) AND DETERMINATING FACTORS OF ITS DISTRIBUTION

The revised and new data about the distribution of all five species of the snowcocks (genus *Tetraogallus*) are given. Reasons determinating the borders of distribution are discussed. The Author shows the unstudied parts of distribution of the snowcocks. The less familiar is the distribution of the Caspian Snowcock.

УДК 591.5.598.0.616.1

А. К. Рустамов, О. С. Сопьев, А. В. Солоха

Туркменский сельскохозяйственный институт, Ашхабад

К ЭКОЛОГИИ КАСПИЙСКОГО УЛАРА (*TETRAOGALLUS CASPIUS* GMELIN, 1784) В КОПЕТДАГЕ

В 1983—1986 гг. изучалась экология каспийского улара в центральном Копетдаге и проводились опыты по его вольерному содержанию. Весенняя численность в изолированном массиве Душакэрекдаг варьировала в пределах 20—50 особей, общая численность вида в Туркмении оценивается в 300—350 птиц. Установлены сроки размножения, размеры выводков, особенности роста и линьки птенцов. Список кормов включает 33 вида растений. Изложены результаты опытов по вольерному содержанию. Для сохранения изолированной популяции уларов предложено включить массив Душакэрекдаг в состав Копетдагского заповедника.

В данной статье систематизированы, проанализированы и обобщены все сведения о каспийском уларе в туркменской части его ареала.

Распространение. Ареал каспийского улара охватывает горы Малой Азии, Закавказья, Загрос, Эльбурс и туркмено-Хорасанские горы (Степанян, 1975). В Копетдаге обитает номинативный подвид *T. c. caspius*.

На территории Туркменистана этот улар отмечен в верховьях р. Чандыр, в горах Шахшах, Гулюлидаг, Кирхяр, Махмудинкара и Теллидаг (Дерегез) (Зарудный, 1896). По другим сведениям, улар обитал также по Карангдагуи к югу от Фирюзы (Radde, Walter, 1889; Stolzmann, 1892). Сравнение этих отрывочных сведений с современными показывает, что за последние 100 лет распространение каспийского улара в пределах Туркменистана почти не изменилось. Действительно, и сейчас оно приурочено к наиболее высоким горам Центрального Копетдага, вершины которых превышают 2000 м над ур. м. (высшей точкой является отметка 2912 м на горе Шах-Шах): г. Душакэрекдаг (2482 м) и пограничному отрезку между пунктами Хейрабад и Гаудан (Сопьев, Божко, 1988; рис. 1).

Улара регистрировали также в верховьях р. Сумбар близ с. Куруждей на Западном Копетдаге (Константинов и др., 1982).

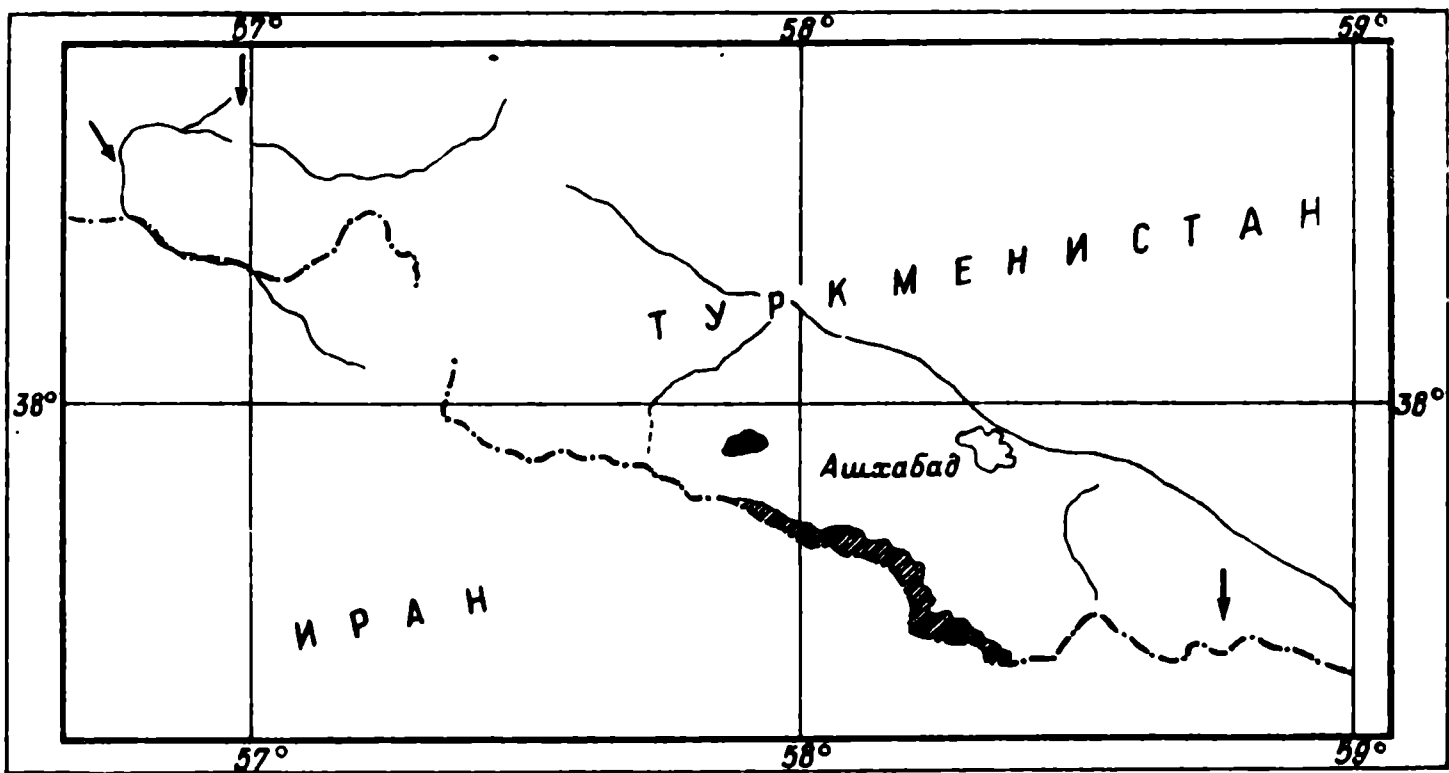


Рис. 1. Современное распространение каспийского улара в туркменской части Копетдага

Штриховкой показаны районы постоянного обитания вида, стрелками указаны места единичных встреч

Имеющиеся же опросные сведения о его встречах на г. Учкуи в Западном Копетдаге и по хребту Зеракау в Восточном Копетдаге (Мищенко, 1986) требуют подтверждения, так как это — относительно невысокие горы (до 1900 метров над ур. м.), значительно удаленные от основного ареала вида. Вместе с тем к западу от очерченной на рис. 1 области распространения улара, вдоль границы, имеется ряд сравнительно высоких горных массивов (г. Кара-Юмалак — 2334 м, г. Тагарев — 2243 м и др.), однако сведения об обитании там данного вида отсутствуют.

Местообитание. Каспийский улар обитает в глубоких ущельях с труднопроходимыми карнизами, поросшими арчей (*Juniperus turcomanica*), барбарисом (*Berberis* sp.), жимолостью (*Lonicera* sp.), другими кустарниками, на крутых склонах гор, где разреженные арчевники и луговая растительность чередуются с голыми скалами и осыпями. Одним из таких характерных мест обитания улара является ущелье Даркау в массиве Душакэрекдаг, достигающее глубины 1.5 км и ширины между краями до 2.5 км.

В теплое время года птицы, населяющие Душакэрекдаг живут в верхнем поясе гор (как правило, не ниже 1700 м), встречаясь как в самом ущ. Даркау, так и в его ближайших окрестностях — на склонах, покрытых нагорными ксерофитами (*Opobrychis* sp., *Acantholimon* sp. и др.) и арчой, иногда — на остепненных плато. Причем летом отмечаются чаще всего на участках с сохранившейся от выгорания растительностью и вблизи водоемов, которые, в связи с аридностью Копетдага, они в этот сезон посещают регулярно.

Зимой улары держатся в нижней части ущ. Даркау (1400—1500 м) на прогреваемых солнцем малоснежных участках юго-восточной и восточной экспозиций. В поисках корма нередко поднимаются выше — на горные склоны и плато, где кормятся

раскапывая снег (Сопьев и др., 1986; Рустамов и др., 1988).

Численность. Оценка плотности населения каспийского улара, ввиду сильной расчлененности его местообитаний, является довольно сложной задачей. Население данного вида состоит из отдельных небольших популяций, и имеющиеся сведения ограничиваются лишь оценками абсолютной численности птиц в этих популяциях. Подобные оценки основаны, в зависимости от сезона, на результатах учетов (маршрутных или круговых) одиночных птиц и выводков по визуальным встречам или голосам. Проведение таких учетов на Центральном Копетдаге облегчается хорошими обзором и прослушиваемостью горных ландшафтов ввиду отсутствия сомкнутой древесно-кустарниковой растительности.

В весенние периоды 1983, 1984 и 1986 гг. численность душакской популяции составляла 40—50 взрослых особей (20—25 пар), весной 1985 г. — 20—25 особей (10—12 пар). Осенью 1983 г. поголовье улара достигало 60—80 птиц. Падение численности к 1985 г. объясняется неудачным размножением в данной популяции весной 1984 г. (Рустамов и др., 1988; Сопьев, Божко, 1988).

В отношении других популяций имеется лишь сообщение Коршунова и Ефименко (1986) о том, что на водоразделе между ущельями Семансур и Сушанка в окрестностях г. Чопан (Фирюзинский участок Копетдагского заповедника) 10 сентября 1981 г. отмечены свисты 20—25 птиц. Общая численность каспийского улара в Копетдагском заповеднике оценивается в 300 особей (Банников, Герман, 1981), а в целом на территории Туркменистана — в 300—350 птиц (Коршунов, Ефименко, 1986), с чем, вероятно, можно согласиться.

В этой связи интересно отметить, что за более, чем 100-летний период орнитологических исследований в Копетдаге каспийский улар всегда считался редким малочисленным видом.

Размножение. Как и другие виды рода *Tetraogallus*, каспийский улар — моногам. Вопрос о сроках наступления половой зрелости окончательно не решен. Базиев (1978) полагает, что каспийские улары (в частности на Кавказе) участвуют в размножении уже на следующий год после вылупления, однако Потапов (1987) считает, что в этом возрасте размножаются только самки, а самцы — лишь на следующий год. По ряду косвенных данных, более вероятной нам представляется первая из упомянутых точек зрения. Так, весной 1983 г. на г. Душакэрекдаг были зарегистрированы равные количества встреч как взрослых птиц с выводками (самок), так и особей без выводков (по всей видимости — самцов), о чем подробнее будет сказано ниже. Кроме того, в условиях неволи каспийские улары достигали весовых и экстерьерных параметров взрослых особей уже к 6-месячному возрасту, а весной у молодых самцов ярко проявлялось территориальное поведение, выражавшееся в активной вокализации и агрессивности (Рустамов и др., 1988). Возможно, что процессу размножения в этом

случае помешали большие различия в абиотических факторах между равнинными, где располагался питомник, и горными местобитаниями. В связи с обсуждаемым вопросом интересно упомянуть о том, что алтайский улар впервые размножался в искусственных условиях (пос. Черга Алтайского края) в возрасте 10 месяцев (Лукьянов, 1989).

Первые признаки половой активности (токовые крики самцов) каспийских уларов наблюдаются на Центральном Копетдаге в ясные дни в последней декаде февраля (в 1984 г. — 22.02). Интенсивность вокализации постепенно нарастает, достигая максимума в апреле—мае. В разные годы она неодинакова. Так, в 1984 и 1986 гг. голосовая активность птиц душакской популяции была заметно ниже, чем в 1983 и 1985 гг. Токование самцов в основном заканчивается к середине июня, когда, судя по находкам маховых перьев, у них начинается линька крупного пера.

В начале мая наблюдались ухаживания самцов за самками (неопубликованные данные И. А. Кайдуна). Самец ходит за самкой, издает токовые крики или свисты, преследует ее с характерным «бормотанием», наклонив голову и вытянув шею. Время от времени птицы совершают парные полеты. В том же году 14 мая отмечали столкновение между самцами: один самец, преследуя и атакуя другого, согнал его с карниза, а затем слетел вслед за ним. Второй самец делал лишь слабые попытки обороняться. Вернувшись на прежнее место через полчаса, нападавший улар (по всей видимости, это был он) продолжил токование.

В туркменской части Копетдага отсутствуют научно документированные находки гнезд каспийского улара. Судя по встречам пуховых птенцов, откладка яиц происходит в течение 1 месяца — с начала апреля до начала мая, а вылупление — с начала мая до начала июня (табл. 1).

Таблица 1

**Встречи выводков каспийского улара
(г. Душакэрекдаг, 17.05—12.06.1983 г.)**

Номер п/п	Дата	Состав группы		Возраст птенцов	Примечание
		взрослые	птенцы		
1	17 мая	1	8	6—8 дней	Группа из двух разновозрастных выводков
2	31 мая	1	7	1—2 дня	
3	1 июня	2	12	5—7 и 10—12 дней	
4	2 июня	1	7	3—4 дня	Группа из двух разновозрастных выводков
5	3 июня	1	7	3—4 дня	
6	—»—	1	10	?	
7	—»—	1	1	15—20 дней	
8	—»—	1	1	10—15 дней	
9	8 июня	1	7	1—2 дня	
10	—»—	1	8	15—20 дней	
11	9 июня	1	8	10—15 дней	

Как видно из табл. 1, в отдельных выводках находились от 1 до 8, в среднем — по 6 птенцов. Вероятно, и размер кладки каспийского уларя в Центральном Копетдаге также не превышает 8 яиц. На Кавказе их число в полных кладках доходит до 12 (Базиев, 1978).

С каждым выводком находилась только одна взрослая птица — самка. Всего были зарегистрированы 12 самок с птенцами. За этот же период наблюдений встречены 12 птиц без выводков. В большинстве случаев они держались группами по 2—4 особи вдалеке от тех мест, где чаще всего отмечались птенцы. По всей видимости, это были самцы, покинувшие свои гнездовые участки после вылупления птенцов, что вообще характерно для уларов (Потапов, 1987). Таким образом, одинаковая частота встреч самок с птенцами и самцов (с учетом моногамии вида) свидетельствует о том, что холостые птицы в репродуктивный период 1983 г. отсутствовали.

В июне нередко встречаются объединенные выводки. Кроме уже указанных в табл. 1, они были отмечены также в 1985 г. (9 июня — 12 разновозрастных птенцов и 2 взрослые птицы; 10 июня — 20—25 птенцов размером с кеклика, количество взрослых не подсчитано) и в 1986 г. (во второй половине июня — 30—40 хорошо летающих птенцов и 3—4 взрослых особи).

По наблюдениям, проведенным И. А. Кайдуном (неопубликованные данные) на г. Душакэрекдаг, выводки в период с 7 по 18 августа (1983 г.) были уже значительно меньше, чем в июне. Чаще всего отмечались группы из 3 птиц (5 встреч), реже — из 2, 5 особей или одиночные улары (по 3 встречи), и лишь в одном случае — группа из 6 птиц. Так как в основном молодые птицы были уже практически неотличимы от взрослых, то возрастной состав большинства этих групп, а также возраст одиночных особей, остались неизвестными. Что касается группы из 6 птиц, то она представляла собой семью из самца, самки и 4 птенцов размером в половину взрослой птицы. Самец токовал и время от времени проявлял агрессивность по отношению к птенцам, отгоняя их от самки. Можно предположить, что подобное токование самцов в конце лета — начале осени приводит к распаду выводков и обособлению пар взрослых птиц. Хотя отмечено также (Сопыев и др., 1986), что некоторые молодые особи держатся вместе со взрослыми до зимы.

Сопровождая пуховых птенцов, самка в случае опасности пытается отводить, имитируя раненую птицу; птенцы тем временем затаиваются в расщелинах между камнями, под корнями арчи и в других местах, где становятся практически не заметными. Примерно с 7—10-дневного возраста птенцы становятся способными подлетывать и планировать. В вышеописанной ситуации самка уже, как правило, старается быстрее подвести выводок к обрыву, после чего бросается вниз. Птенцы планируют вслед за ней, разлетаясь в разные стороны. Избежав опасности, самка

ищет и собирает их, издавая при этом негромкие звуки, напоминающие квохтанье домашней курицы.

Как показали наблюдения, птицы душакской популяции в 1984 г. практически не имели приплода (Рустамов и др., 1988). С 3 по 20 июня, при численности взрослых птиц примерно на уровне 1983 г., был встречен всего один выводок из 2 птенцов с самкой (по находкам экскрементов, на г. Душакэрекдаг держались еще 2—3 вывода), а в сентябре — 2 выводка из 3 и 4 птенцов с самками. Можно прийти к выводу, что либо большинство уларов местной популяции вообще не размножалось в этот год, либо же произошла массовая гибель кладок. Что касается последнего предположения, то определенную роль в этом могли сыграть резкие похолодания и снегопады, наблюдавшиеся 1, 2 и 15 мая. На следующий год размножение протекало нормально.

Данные о постэмбриональном росте каспийского улара были получены в результате морфометрии 10 птенцов, содержащихся в неволе (Рустамов и др., 1988). Графическое изображение нарастания массы тела молодых птиц представляет собой типичную S-образную кривую с двумя перегибами, отражающими ускорение и замедление роста (рис. 2).

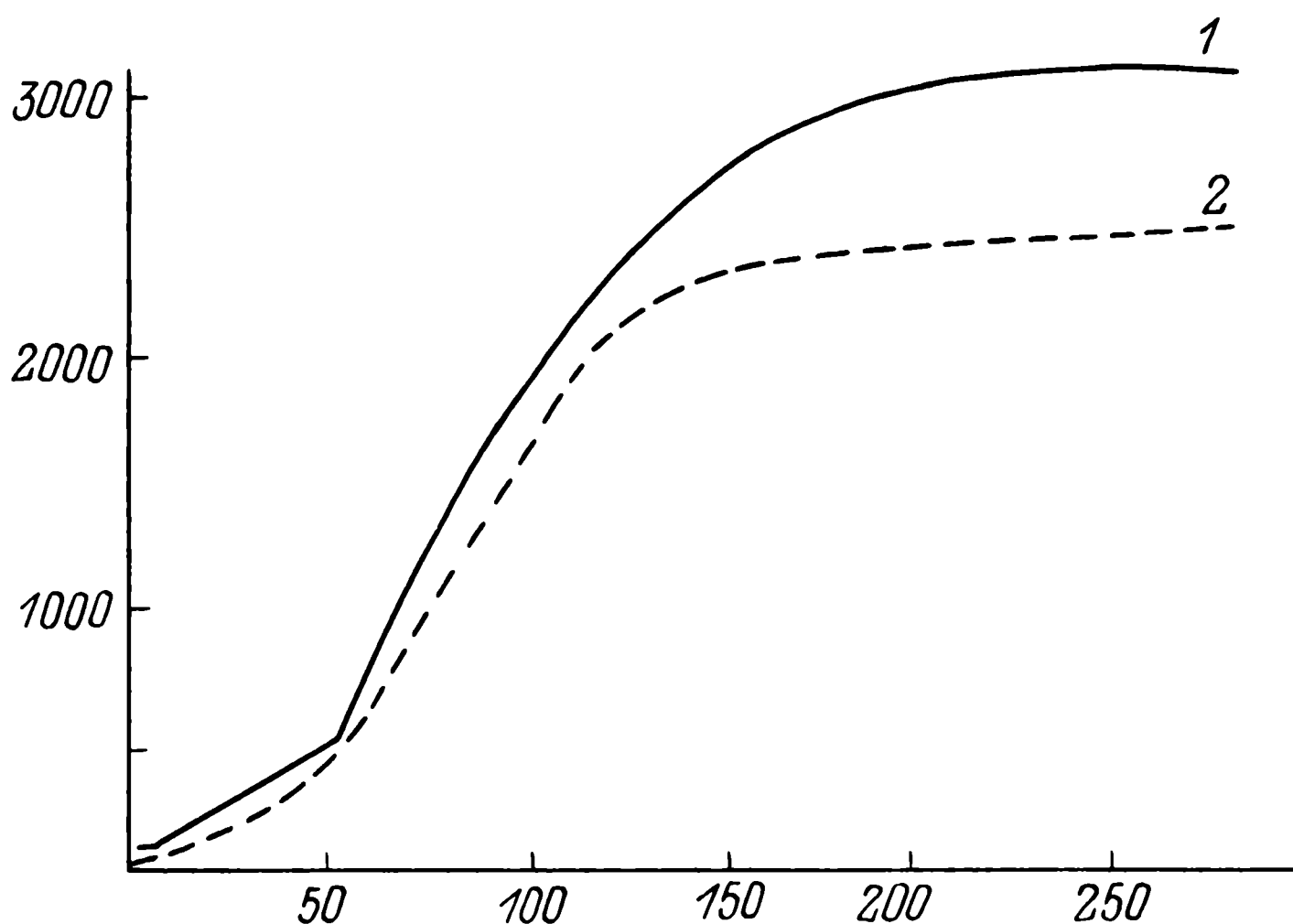
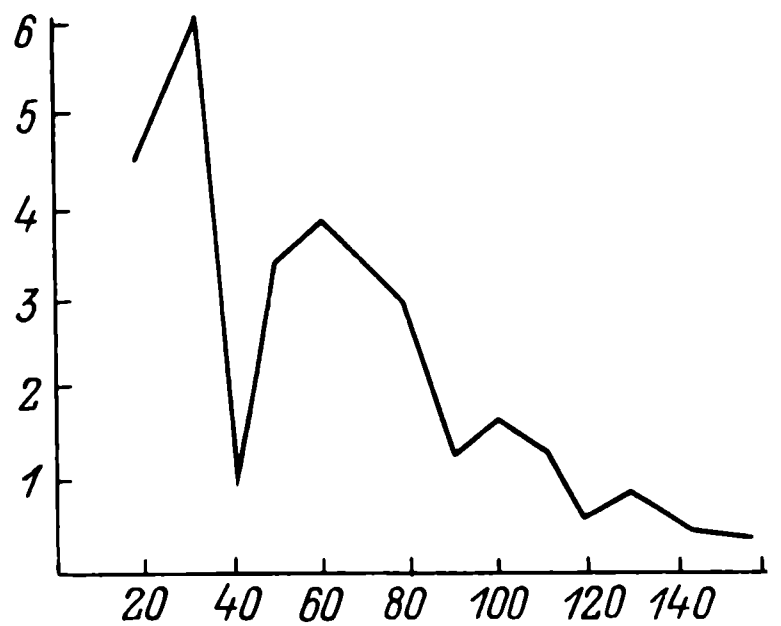


Рис. 2. Рост массы тела птенцов каспийского улара в неволе:
1 — самец, 2 — самка (по: Рустамов и др., 1988) Ордината — масса тела, г; абсцисса — возраст.

Увеличение скорости роста (рис. 3) наблюдается в возрасте 23—25 дней (возможно, что процесс адаптации к условиям неволи привел к некоторой задержке этой стадии). В дальнейшем, к 30—40-му дню, скорость роста сильно понижается, что связано с началом ювенальной линьки крупного пера, требующей больших энергетических затрат. Далее кривая скорости роста имеет еще

Рис. 3. Скорость прироста массы тела птенцов каспийского улар в неволе (по: Рустамов и др., 1988)

Ордината — скорость прироста, %, абсцисса — возраст, дни



один заметный спад на фоне общего понижения, что совпадает с максимумом активного роста нового оперения, как полетного, так и контурного.

Рост клюва, цевки и среднего пальца проходил в основном с вышеописанными закономерностями (рис. 4), отклонения от которых можно объяснить влиянием особенностей вольерного содержания.

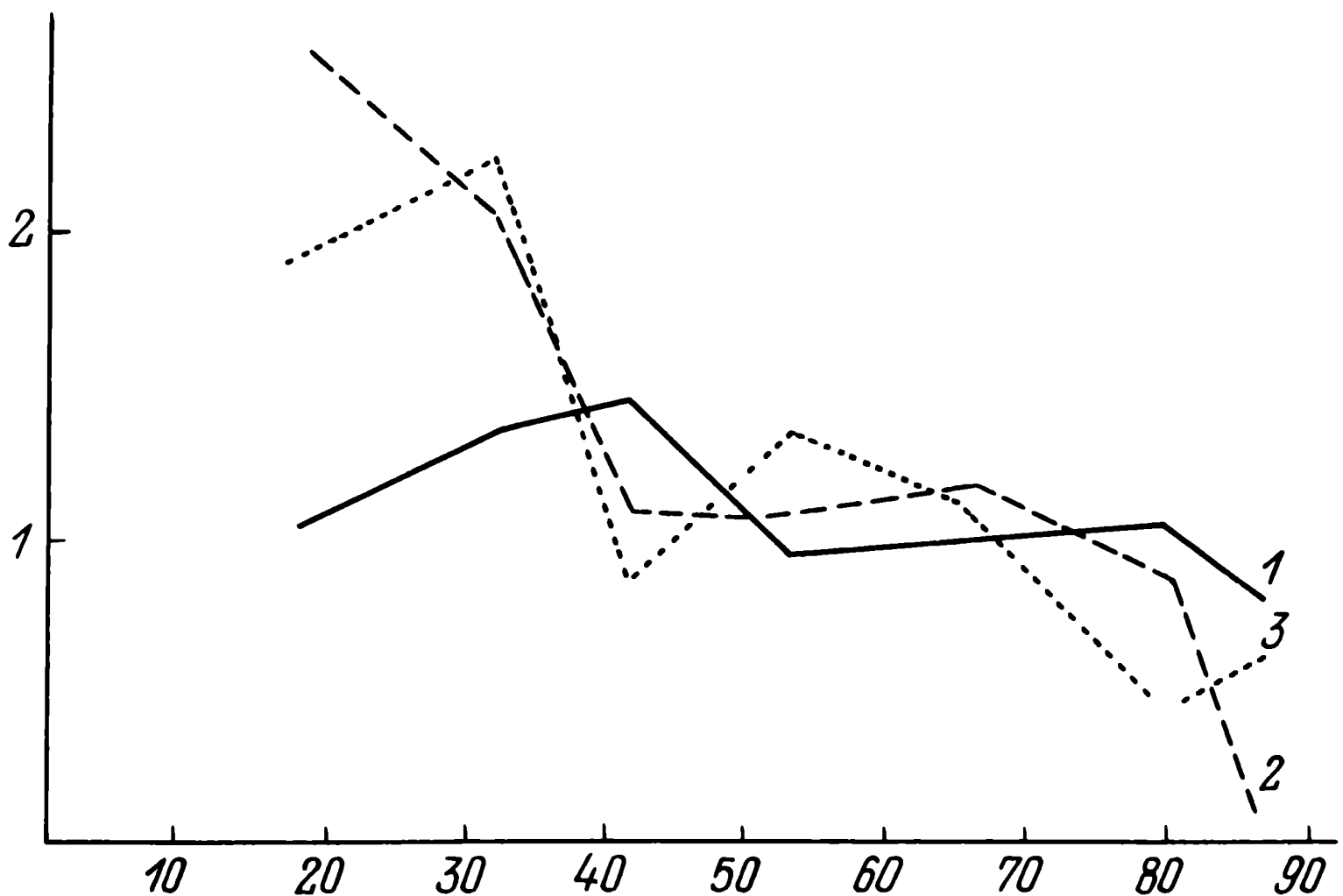


Рис. 4. Скорость прироста клюва (1), цевки (2) и среднего пальца без когтя (3) птенцов каспийского улар в неволе (по: Рустамов и др., 1988)

Обозначения как на рис. 3

Суточные привесы птенцов в недельном возрасте составляли от 3 до 10 г. в 4-месячном — до 40 г. К концу третьего месяца жизни у молодых птиц стабилизировались линейные размеры клюва, цевки и среднего пальца, т. е. в основном завершился рост костей в длину. В результате этого молодые птицы стали практически неотличимыми от взрослых. Длительность роста и конеч-

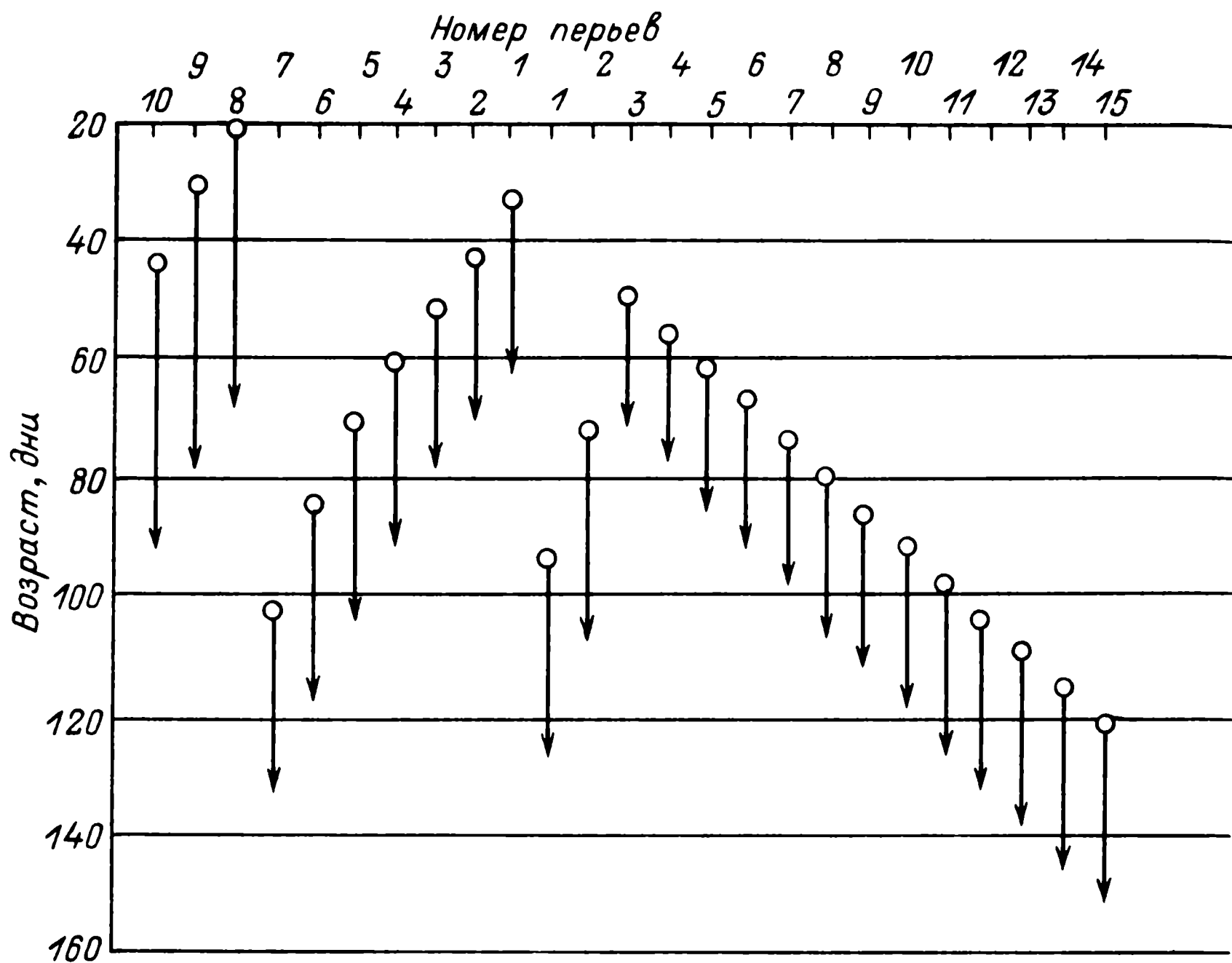


Рис. 5. Схема линьки маховых перьев молодого каспийского улара в неволе (по: Рустамов и др., 1988)

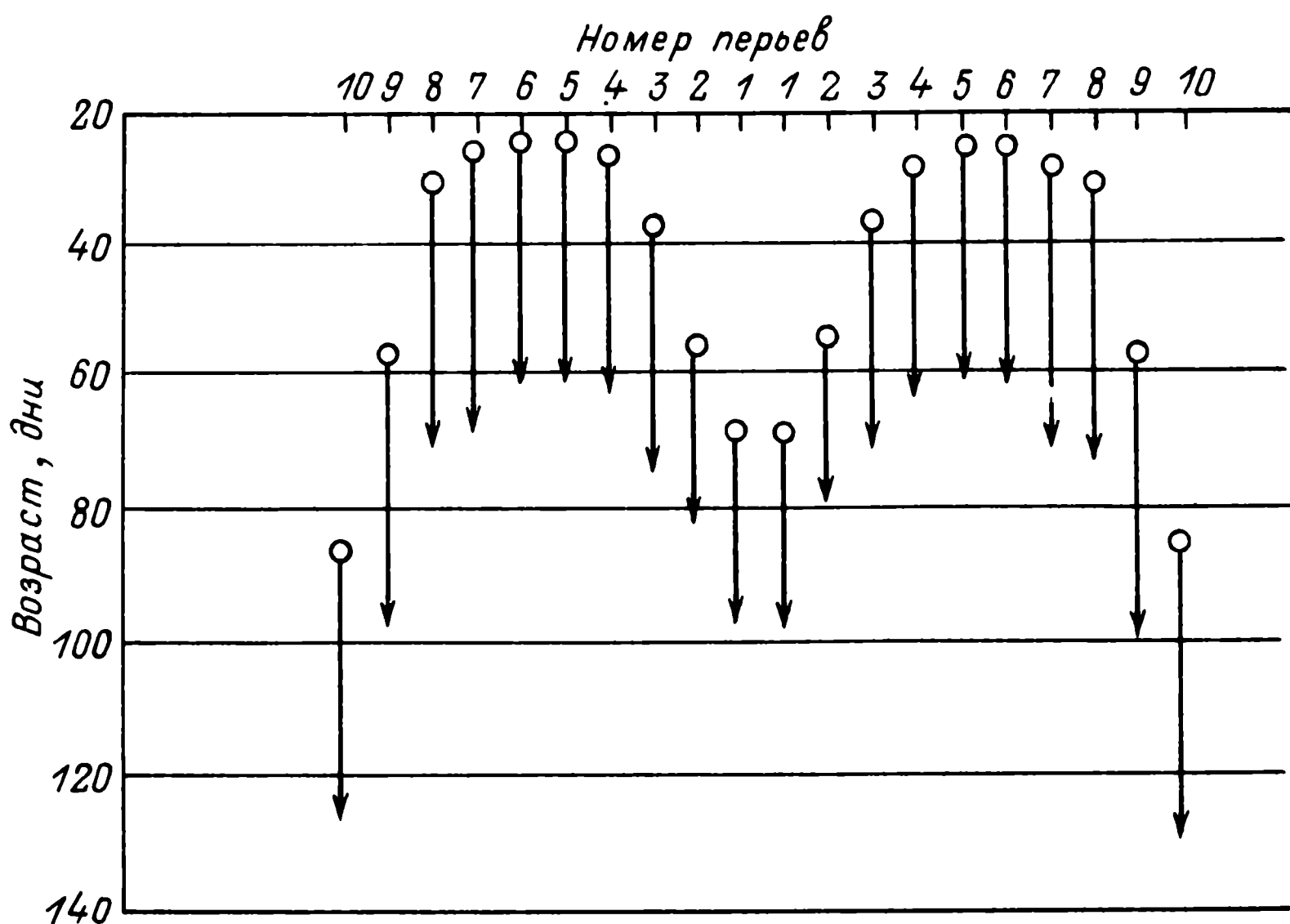


Рис. 6. Схема линьки рулевых перьев молодого каспийского улара в неволе (по: Рустамов и др., 1988)

ная масса особей разного пола оказались неодинаковыми. У самцов масса стабилизировалась к 180—200 дню жизни, достигнув 3000—3100 г, у самок — к 130—140 дню 2400—2500 г. Таким образом, у каспийского уларя наблюдается отчетливо выраженный половой диморфизм.

Линька. Процесс формирования оперения также прослежен на птенцах, содержащихся в неволе (Рустамов и др., 1988). Последовательность ювенальной линьки отражена на рис. 5 и 6.

Зачатки оперения (пеньки маховых и рулевых) появляются у птенцов в первые же дни жизни. В недельном возрасте первостепенные маховые разворачиваются на $3/4$ (30 мм), появляются верхние кроющие перья крыла, контурные перья на груди и боках тела, опахала рулевых составляют 17 мм. Пуховой наряд полностью исчезает к 1.5-месячному возрасту. Примерно в этот же период с 1-го первостепенного (самое проксимальное кисти) начинается смена маховых перьев на дефинитивные, которая идет в дистальном направлении. При этом продолжается рост трех наружных ювенальных перьев (№№ 8—10), которые переходят в первый взрослый наряд.

Линька второстепенных маховых перьев начинается, как правило, одновременно с выпадением 7-го первостепенного и идет проксимально от 3-го пера, а после выпадения 10-го пера, также и дистально, вплоть до 1-го, которое сменяется одновременно с 15-м. Рост крайнего пера кисти заканчивается в возрасте 110 дней, а самого проксимального второстепенного — в возрасте 150 дней.

Линька рулевых у молодых птиц начинается со смены 5-й и 6-й пары, затем сменяются остальные, как к центру хвоста, так и кнаружи. Последним (к 130 дню) заканчивают рост самые крайние ювенальные перья (10-я пара), не выпадающие в первую линьку.

Смена контурного оперения продолжается и после отрастания всех крупных перьев. Различия в окраске самцов и самок становятся заметными к 6-месячному возрасту.

Линька взрослых каспийских уларов подробно не прослежена. Отмечено лишь, что смена крупного пера у них началась в середине июня и закончилась в октябре. По-видимому, как и в Закавказье (Базиев, 1978), этот процесс незначительно отличается от ювенальной линьки.

Питание. Во все периоды своей жизни каспийский улар в условиях Копетдага является исключительным фитофагом. Его рацион здесь еще не выявлен полностью. Трудности в проведении этой работы связаны прежде всего с недоступностью для анализа содержимого зобов, так как добыча вида запрещена, поэтому для сбора материалов по питанию использовали косвенные методы (кроме разбора зоба погибшей самки) — визуальные наблюдения за птицами на кормежке, анализ их поёдей и экскрементов, в результате чего идентифицированы 33 вида сосудистых растений из 13 семейств (табл. 2).

Весной каспийские улары, как взрослые птицы, так и птенцы,

**Растения, поедаемые каспийским уларом в Центральном Копетдаге
(по: Сопьев, Божко, 1988; Божко, Атаева, 1991)**

Виды*	Поедаемые части	Сезонное присутствие в составе экскрементов**
Сем. Cupressaceae		
<i>Juniperus turcomanica</i> B. Fedtsch.	Листья	Осень
Сем. Poaceae		
<i>Poa bulbosa</i> L.	Стебли, колоски, листья	Зима, лето, осень
<i>P. crispa</i> Thuill.	Стебли, колоски, листья	Зима, лето, осень
<i>Melica inaequiglumis</i> Boiss.	Стебли, листья	
<i>Festuca regeliana</i> Pavl.	Стебли, колоски, листья	Зима, лето, осень
<i>F. valessiana</i> Schleih ex Gaudin	Стебли, колоски, листья	Зима, осень
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	Стебли, колоски, листья	Зима, лето, осень
<i>Stipa</i> sp.	Стебли, колоски, листья	Зима
<i>Dactylis glomerata</i> L.	Стебли, колоски, листья	Зима
Сем. Cyperaceae		
<i>Carex physodes</i> Bieb.	Стебли, листья, соцветия, корни	
<i>C. pachystylis</i> J. Gay	Стебли, листья, корни	Зима, лето
Сем. Liliaceae		
<i>Gagea stipitata</i> Merckl. ex Bunge	Луковицы	
<i>Hyacinthus transcaspica</i> Litv.	Луковицы	
<i>Tulipa</i> sp.	Луковицы	
Сем. Caryophyllaceae		
<i>Acanthophyllum sordidum</i> Bunge	Листья, цветы	
<i>Gypsophila aretioides</i> Boiss.	Цветы	
Сем. Berberidaceae		
<i>Berberis</i> sp.	Плоды	Осень
Сем. Brassicaceae		
<i>Alyssum lanceolatum</i> Baumg.	Листья, цветы	
<i>Erysimum ischnostylum</i> Freyn et Sint	Листья, цветы	
<i>Rapistrum rugosum</i> (L.) All	Листья, цветы	
<i>Isatis leuconeura</i> Boiss. et Buhse	Листья, цветы	
Сем. Rosaceae		
<i>Rosa</i> sp.	Плоды	Осень
Сем. Fabaceae		
<i>Astragalus pulvinatus</i> Bunge	Плоды	Зима
<i>A. cerasocrenus</i> Bunge	Плоды	Зима
<i>Onobrychis cornuta</i> (L.) Desv.	Листья, цветы	
Сем. Hypericaceae		
<i>Hypericum scabrum</i> L.	Плоды	Зима, лето, осень
<i>H. elongatum</i> Ledeb.	Плоды	Зима, осень
Сем. Gentianaceae		

<i>Gentiana olivieri</i> Griseb.	Луковицы, цветы	
Сем. Rubiaceae		
<i>Rubia florida</i> Boiss.	Плоды	Зима
<i>Crucianella gilanic</i> Trin.	Листья, цветы, плоды	

Сем. Asteraceae

<i>Erigeron khorassanicus</i> Boiss.	Листья, цветы, плоды
<i>Taraxacum muricatum</i> Schischk.	Листья, цветы, плоды
<i>Scorzonera litwinowii</i> Krasch. et. Lipsch.	Листья, цветы, плоды

* Названия приведены по Определителю растений Туркменистана (Никитин, Гельдыханов, 1988)

** Отсутствие данных по весеннему сезону объясняется тем, что весной помет состоит из мелких зеленых частиц, которые не поддаются определению, так как почти полностью переварены.

питаются зелеными кормами — побегами злаков (Poaceae), цветами и листьями бобовых (Fabaceae), горечавковых (Gentianaceae), гвоздичных (Caryophyllaceae). Летом птицы постепенно переходят на поедание сухих кормов — листьев, коробочек и семян растений из разных семейств. Так, зоб самки, погибшей в конце июня, содержал 8 видов, в том числе были определены *Poa bulbosa* (83.2% общей массы), *Taraxacum muricatum* (5.7%), *Rapistrum rugosum* (4.2%), *Crucianella gilanic* (1.2%), *Erigeron khorassanicus* (1.0%), *Gagea stipitata* (0.5%). Семена неопределенных растений двух видов составляли 3.2% массы содержимого зоба, гравий — 2.0%.

Осенью и зимой основу питания продолжают составлять виды весенне-летнего рациона. При этом осенью увеличивается потребление семян и плодов. Отличительной же особенностью зимнего питания являются подземные части растений — корневища и луковицы, в поисках которых улары раскапывают снег и дерновую подстилку на глубину до 10 см.

По мере поступления новых данных перечень видов из рациона каспийского улара в Копетдаге будет, по-видимому, расширяться. Для сравнения, в Закавказье в питании этой птицы обнаружен 41 вид растений, и этот список также считается неполным (Базинов, 1978).

Суточная активность, поведение. Обычно каспийские улары придерживаются пересеченной местности, так как взлететь с ровной площадки в случае опасности они не в состоянии. Если уклон недостаточен для взлета, то птицы спасаются бегством к ближайшему обрыву, подлетывая на ходу.

Сведения о суточном ритме каспийского улара получены в основном по результатам наблюдений, проведенных в теплое время года (Сопыев, Божко, 1988). В первой половине дня (примерно до 12 ч) улары кормятся, перемещаясь по освещенным солнцем участкам гор. В хорошую погоду кормежка сопровождается

активной вокализацией. В середине дня птицы отдыхают, принимают пылевые ванны, чистятся. Затем кормежка возобновляется до заката. В сумерках перемещения уларов прекращаются, птицы уходят на ночевку в защищенные от ветра места. В непогоду (сильный снегопад или дождь, густой туман) улары малоподвижны и молчаливы.

В природных условиях у каспийского улара можно выделить 7 видов звуковых сигналов, из которых 3 являются специфичными только для уларов. Прежде всего, это — громкое продолжительное «рокотание» (или брачная песня), используемое в качестве токового крика. В горах этот крик издают, вероятно, только самцы. В неволе же его приходилось слышать и от самок.

В качестве обычного сигнала общения улары (самцы, самки и птенцы примерно с 10-дневного возраста) издают громкий мелодичный свист.

Специфическим сигналом является и так называемое «улюлюканье» — серия звуков, издаваемая птицами обоего пола на перелетах, в моменты опасности, а в вольерных условиях, несколько трансформированная, — и в случае проявления агрессии.

Другие звуки, издаваемые птенцами и самкой при общении в выводке, самцом — в качестве позывки к самке во время ухаживания, напоминают функционально аналогичные им акустические сигналы других фазановых птиц.

В условиях неволи, кроме вышеперечисленных, были отмечены еще два вида звуков — сигнал тревоги и сигнал крайнего дискомфорта (Рустамов и др., 1988). Первый издавался птицами при появлении в поле зрения хищной птицы, второй — в особо тяжелом физическом состоянии (например, при проведении морфометрии)

Враги, неблагоприятные факторы. В отношении естественных врагов каспийского улара в Копетдаге прямые наблюдения отсутствуют. Дважды были найдены останки птиц, съеденных каким-то крупным четвероногим хищником, а к наиболее вероятным врагам улара относят переднеазиатского леопарда и лисицу (Коршунов, Ефименко, 1986). В целом же гибель взрослых птиц, по-видимому, случается довольно редко.

Из потенциальных неблагоприятных факторов окружающей среды можно указать на резкие похолодания и обильные снегопады, иногда случающиеся на описываемой территории поздней весной.

Вольерное содержание. Одной из мер по сохранению каспийского улара могло бы стать его искусственное разведение. Работы в этом направлении проведены отраслевой лабораторией по охране животного мира Туркменского сельскохозяйственного института в 1983—1985 гг. (Рустамов и др., 1988).

Птенцов из душакской популяции, отловленных в возрасте от 1 до 14 сут., содержали и выращивали в искусственных условиях (табл. 3). Предварительно несколько дней птенцов передерживали на месте отлова в клетках с матерчатыми стенками и по-

**Хронология содержания каспийских уларов в 1983—1984 гг.
(по: Рустамов и др., 1988)**

Номер птицы п/п	Пол	Дата поймки	Возраст в момент отлова (прибли- зительно), дней	Срок жизни в неволе, дней	Дата гибели	Причина гибели	Примечание
1	Самец	01.06.83	6—7	363	28.05.84	Солнечный удар	
2	Самка	02.06.83	3—4	498	11.10.84	Оспа	№№ 2 и 3 из одного выводка
3	?	02.06.83	3—4	52	24.07.83	Воспаление зоба	
4	?	03.06.83	3—4	27	30.07.83	Рахит, теп- ловой стресс	
5	Самец	08.06.83	1—2	492	11.10.84	Оспа	№№ 5, 6 и 7 из одного выводка
6	Самка	08.06.83	1—2	317	21.04.84	Не выяснено	
7	?	08.06.83	1—2	3	11.06.83	Диспепсия	
8	?	08.06.83	1—2	15	23.06.83	Рахит, теп- ловой стресс	
9	Самец	05.06.84	12—14	134	16.10.84	Оспа	

толком. Здесь же их постепенно приучали к искусственным кормам. Затем птенцов доставляли в питомник лаборатории, расположенный на подгорной равнине в 15 км к юго-востоку от Ашхабада. В начальный период птенцы содержались в помещении. При необходимости по ночам применяли локальный обогрев, а в древнее время — понижение температуры воздуха с помощью кондиционера. По мере взросления молодых птиц их высаживали в открытые вольеры, оборудованные для защиты от ветра и осадков.

Кормление осуществлялось зерносмесью, цельной пшеницей, творогом, рубленым яйцом, комбикормом для кур-несушек с обязательными добавками ракушки, пережженной яичной скорлупы или кости, мясокостной муки, молочной сыворотки и витаминов. У птиц был постоянный доступ к свежей зелени (люцерна или проросшая пшеница), гравий в смеси с ракушкой и воде. Все компоненты корма присутствовали в избытке. Пуховые птенцы, кроме того, охотно клевали личинок мучного хруща и насекомых, собранных светоловушками, однако, достигнув 1.5-месячного возраста, теряли к ним интерес. Норма одноразового потребления корма птицами в возрасте нескольких дней варьировала от 4.5 до 13 г, увеличиваясь к 6-месячному возрасту до 100 г и более.

Продолжительность жизни уларов в неволе составляла от нескольких дней до почти полутора лет. По экстерьерным показателям, выращенные в питомнике взрослые птицы практически не отличались от добытых в природе половозрелых особей, размеры которых приводятся в литературе (Ханмамедов, 1975; Базиев, 1978).

Птенцы содержались общей стаей, а взрослые птицы — парами в отдельных вольерах. С наступлением весны у них, как уже упоминалось, наблюдались некоторые элементы брачного поведения — повышался уровень двигательной активности, у самцов усиливалась вокализация, появлялась агрессивность по отношению друг к другу и человеку. Однако улары не делали попыток к размножению, что объясняется, вероятно, непривычными для них температурным и световым режимами.

В целом при отсутствии экстремальных абиотических факторов (главным образом — сильной жары) каспийские улары в молодом возрасте хорошо адаптировались к вольерным условиям. По отношению к человеку они проявляли спокойное любопытство (взрослые самцы — агрессию), его присутствие в вольерах не создавало для птиц стрессовых ситуаций. К сожалению, гибель птиц в силу ряда причин (см. табл. 3) прервала начатую работу. Тем не менее, результаты проведенных исследований позволяют надеяться на то, что искусственное разведение каспийского улара — выполнимая задача. Очевидно, специализированный питомник надо в дальнейшем размещать в местности, близкой по своим климатическим условиям к местам обитания уларов.

Хозяйственное значение, охрана. Роль каспийского улара как объекта охоты всегда была очень мала. В прошлом веке его в ограниченном числе добывали в Центральном Копетдаге, в настоящее же время вид занесен в Красные книги (Потапов, 1984; Рустамов, 1985).

Места обитания каспийского улара в Туркменистане в основном находятся под охраной Копетдагского государственного заповедника, а кроме того, как на пограничные районы на них распространяется действие строгого контрольно-пропускного режима. Все это практически исключает влияние на бо́льшую часть поголовья птиц как хозяйственной деятельности, так и браконьерства.

В ином положении находится душакская популяция. Массив Душакэрекдаг (в том числе и ущелье Даркау) ввиду близости к Ашхабаду, сравнительной легкодоступности и популярности среди туристов и альпинистов, испытывает на себе значительную рекреационную нагрузку. Присутствие людей здесь также обусловлено наличием небольших населенных пунктов и пребыванием многочисленных экспедиций самого разного профиля. Все это создает сильный фактор беспокойства для уларов, особенно нежелательный в репродуктивный период. Кроме того, отмечаются и случаи браконьерства.

Охрана и регулирование хозяйственной деятельности на Душаке являются компетенцией Чулинской лесной механизированной опытной станции, сил и возможностей которой сейчас, в условиях быстро нарастающего антропогенного пресса, явно недостаточно для обеспечения гарантии дальнейшего существования местной популяции каспийского улара. Численность ее, по свидетельству сотрудников заповедника, в последние годы неуклонно снижается.

поэтому наиболее желательной мерой могло бы стать включение верхних пределов г. Душакэрекдаг в состав Копетдагского заповедника. В период до осуществления этого следует, в первую очередь, усилить охрану от браконьерства и регламентировать, по крайней мере, в репродуктивный период (апрель—июнь) посещение людьми ущелья Даркау и его ближайших окрестностей.

Необходимо также продолжить экспериментальные исследования в области разработки технологии искусственного разведения каспийского улара как одного из перспективных направлений сохранения генофонда этого вида.

ЛИТЕРАТУРА

- Базиев Д. Ж. Улары Кавказа. Экология, морфология, эволюция.— Л., 1978. 125 с.
- Банников А. Г. Герман В. Б. Копетдагский государственный заповедник // Охота и охот. хоз-во, 1981. № 6. С. 12—14.
- Божко Т. П., Атаева А. Д. Определение состава кормов каспийского улара методом анализа экскрементов // Редкие и малоизученные птицы Средней Азии / Матер. III республ. орнитол. конфер. (Бухара, октябрь 1990 г.).— Ташкент, 1990. С. 91—92.
- Дементьев Г. П. Птицы Туркменистана.— Ашхабад, 1952. 546 с.
- Зарудный Н. А. Орнитологическая фауна Закаспийского края // Матер. к познанию фауны и флоры Рос. Империи. Отд. зоол.— СПб., 1896. Вып. 2. 555 с.
- Константинов В. М., Бабенко В. Г. Барышева И. К. К характеристике зимней авифауны и населения птиц долины р. Сумбар (Западный Копетдаг) // Орнитология, 1982. Вып. 17. С. 170—172.
- Коршунов В. М., Ефименко Н. Н. О состоянии популяций каспийского улара в Центральном Копетдаге // Изучение птиц СССР Их охрана и рациональное использование / Тез. докл. I съезда Всесоюзн. орнитол. конфер.— Л., 1986. Ч. 1. С. 320—321.
- Лукьянов Ю. П. Разведение алтайского улара в вольерах // Зоокультура ценных и редких птиц и зверей / Сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР.— М., 1989. С. 112—115.
- Мищенко Ю. В. Редкие виды куриных птиц Копетдага и вопросы их охраны // Изучение птиц СССР Их охрана и рациональное использование / Тез. докл. I съезда Всесоюзн. орнитол. о-ва и IX Всесоюзн. орнитол. конфер.— Л., 1986. Ч. 2. С. 77—78.
- Никитин В. В., Гельдыханов А. М. Определитель растений Туркменистана.— Л., 1988. 680 с.
- Потапов Р. Л. Каспийский улар // Красная книга СССР.— М., 1984. 2-е изд. Т. 1. С. 135—136.
- Потапов Р. Л. Род *Tetraogallus* Gray, 1832 // Птицы СССР Курообразные, Журавлеобразные.— Л., 1987. С. 86—119.
- Рустамов А. К. Каспийский улар // Красная книга Туркменской ССР.— Ашхабад, 1985. С. 166—169.
- Рустамов А. К., Сопыев О. С., Божко Т. П., Солоха А. В., Школьная Е. А. Каспийский улар в Туркменистане: биология и методы разведения // Редкие и малоизученные животные Туркменистана.— Ашхабад, 1988. С. 24—39.
- Сопыев О. С., Божко Т. П. Каспийский улар в Туркменистане // Изв. АН ТССР. сер. биол. наук, 1988. № 4. С. 44—48.
- Степанян Л. С. Состав и распределение птиц фауны СССР. Неворобьиные.— М., 1975. 370 с.
- Ханмамедов А. И. Куриные птицы Азербайджана: Автореф. докт. дис.— Баку, 1975. 42 с.

S u m m a r y

A. K. Rustamov, O. S. Sopyjev, A. V. Solokha

ON THE ECOLOGY OF THE CASPIAN SNOWCOCK (TETRAOGALLUS CASPIUS GMELIN, 1784) IN KOPETDAGH

The Caspian snowcock's ecology in Central Kopetdagh and some problems of his rearing at the captivity were studied in 1983—1986. The Caspian snowcock mainly occurs at the most high mountains of Central Kopetdagh. A spring quantity of local population inhabiting at the massif Dushakerekdagh (=Dushak) varied from 20 to 50 specimens. Total quantity of the snowcocks in Turkmenistan is approximately 300—350 birds. It was established the reproduction dates, sizes of hatchings, peculiarities of chicken's growth and moult. Some results of Caspian snowcock's rearing at the captivity are also given. For the maintaining of the Dushak population it is suggested to include the Dushakerekdagh at the structure of Kopetdagh reservation.

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Баккал С. Н.</i> Поведение пары желтоголовых корольков (<i>Regulus regulus</i>) на гнезде	3✓
<i>Иовченко Н. П.</i> Экология седоголового щегла (<i>Carduelis caniceps</i> Vig.) в Тянь-Шане	22✓
<i>Карпов Ф. Ф.</i> Кормовое поведение гималайского улара (<i>Tetraogallus himalayensis</i>) в позднеосенний период	54✓
<i>Коузов С. А.</i> Водоплавающие и околоводные птицы северного побережья Невской губы	60✓
<i>Несов Л. А., Пантелеев А. В.</i> О сходстве орнитофаун позднего мела Южной Америки и запада Азии	84✓
<i>Пантелеев А. В., Несов Л. А.</i> Мелкий представитель трубконосых (Aves: Procellariiformes) эоцена Средней Азии	95✓
<i>Потапов Р. Л.</i> Распространение уларов (род <i>Tetraogallus</i> Gray, семейство Phasianidae) и факторы, его определяющие	104✓
<i>Рустамов А. К., Сопыев О. С., Солоха А. В.</i> К экологии каспийского улара (<i>Tetraogallus caspius</i> Gmelin, 1784) в Копетдаге	123✓

CONTENTS

<i>Bakkal S. N.</i> Behaviour of the pair of Goldcrests (<i>Regulus regulus</i>) at the nest	3
<i>Jouchenko N. P.</i> Ecology of the gray-headed goldfinch (<i>Carduelis caniceps</i> Vig.)	22
<i>Karpov F. F.</i> The feeding behaviour of the Himalayan Snowcock <i>Tetraogallus himalayensis</i> during late autumn	54
<i>Kouзов S. A.</i> Water-fowl birds at the northern bank of Nevsky Bay	60
<i>Nessov L. A., Pantheleev A. V.</i> On the similarity of the cretaceous ornithofaunas between the South America and western Asia	84
<i>Pantheleev A. V., Nessov L. A.</i> The small tubinare bird (Aves, Procellariiformes) from Eocene of the Middle Asia	95
<i>Potapov R. L.</i> Distribution of the snowcocks (genus <i>Tetraogallus</i> , Gray, family Phasianidae) and determinating factors of its distribution	104
<i>Rustamov A. K., Sopyjev O. S., Solokha A. V.</i> On the ecology of the Caspian Snowcock (<i>Tetraogallus caspius</i> Gmelin, 1784) in Kopetdag	123
	139

ЭКОЛОГИЯ И ФАУНА ПТИЦ ПАЛЕАРКТИКИ

Труды Зоологического института РАН

Том 252

Утверждено к печати
редакционно-издательским советом
Зоологического института РАН
План 1993 г

Редактор *Т. А. Асанович*
Художник *О. И. Малова*
Технический редактор *Г. С. Шаповалова*

Сдано в набор 30.04.93. Подписано к печати 13.10.93. Формат 60×90¹/₁₆. Печать
офсетная. Бумага тип. Гарнитура литер. Печ. л. 8,75. Уч.-изд. л. 9. Тираж 600 экз.
Заказ № 513. Цена договорная

Зоологический институт РАН, 199034, СПб., Университетская наб., 1
ПО-3, 191104, СПб., Литейный пр., 55